



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL**  
**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS**



**PREFERENCIAS EN LA DISTRIBUCIÓN  
HORIZONTAL Y VERTICAL DEL CALAMAR  
GIGANTE, *Dosidicus gigas* (D' Orbigny, 1835) EN  
LA REGIÓN CENTRAL DEL GOLFO DE  
CALIFORNIA**

**TESIS**  
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA  
LIZETH DANIELA TRASVIÑA CARRILLO

LA PAZ, B.C.S., JUNIO DE 2014



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**  
*ACTA DE REVISIÓN DE TESIS*

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 14 del mes de Mayo del 2014 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"PREFERENCIAS EN LA DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL Y VERTICAL DEL CALAMAR GIGANTE  
*Dosidicus gigas* (D' Orbigny, 1835) EN LA REGIÓN CENTRAL DEL GOLFO DE CALIFORNIA"

Presentada por el alumno:

<b>TRASVIÑA</b> Apellido paterno	<b>CARRILLO</b> materno	<b>LIZETH DANIELA</b> nombre(s)	Con registro:						
			B	1	2	0	7	6	3

Aspirante de:

**MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

**LA COMISION REVISORA**

Directores de Tesis

\_\_\_\_\_  
DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA  
Director de Tesis

\_\_\_\_\_  
DR. YASSIR EDÉN TORRES ROJAS  
2º. Director de Tesis

\_\_\_\_\_  
DR. SERGIO AGUÑIGA GARCÍA

\_\_\_\_\_  
DR. FELIPE GALVÁN MAGAÑA

\_\_\_\_\_  
DR. ALBERTO SANCHEZ GONZÁLEZ

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

\_\_\_\_\_  
DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ





**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL  
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 19 del mes Mayo del año 2014  
el (la) que suscribe BM. LIZETH DANIELA TRASVIÑA CARILLO alumno(a) del  
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS  
con número de registro B120763 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS  
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:  
DR. AGUSTÍN HERNÁNDEZ HERRERA Y DR. YASSIR EDÉN TORRES ROJAS  
y cede los derechos del trabajo titulado:

"PREFERENCIAS EN LA DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL Y VERTICAL DEL CALAMAR GIGANTE  
Dosidicus gigas (D' Orbigny, 1835) EN LA REGIÓN CENTRAL DEL GOLFO DE CALIFORNIA"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: ldtrasvina.carrillo@gmail.com - aherrera@ipn.mx - yassirtorres@gmail.com  
Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

BM. LIZETH DANIELA TRASVIÑA CARRILLO

*nombre y firma*

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para poder llevar a cabo éste paso en mi formación académica.

Al Programa Institucional de Formación de investigadores (PIFI) por el apoyo económico y académico otorgado para complementar mi formación.

Al Instituto Politécnico Nacional (IPN) y al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) por la oportunidad brindada de obtener nuevos conocimientos.

Al Proyecto “Ecología del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) a partir del uso de isotopos estables de diferentes elementos químicos” (Clave SIP: 20110052) por el apoyo otorgado en el procesamiento de buena parte de las muestras requeridas para esta tesis.

Al Dr. Agustín Hernández-Herrera por su paciencia, apoyo, amistad, por sus consejos para elaborar esta tesis y por recibir siempre de buen humor a esta alumna tan enfadada y terca.

Al Dr. Yassir E. Torres-Rojas, por su amistad y paciencia (muuucha paciencia), y porque a pesar de la distancia se logró sacar este trabajo adelante... ¡Gracias plebe!

Al Dr. Alberto Sánchez y al Dr. Sergio Aguiñiga García por facilitar el análisis isotópico de las muestras y por compartir sus conocimientos sobre isotopos estables a partir de sus clases y asesorías.

A los miembros del comité revisor Dr. Felipe Galván Magaña, Dr. Alberto Sánchez González y Dr. Sergio Aguiñiga García por el tiempo dedicado a corregir y dar sugerencias, tanto a mis seminarios como a la tesis en sí.

Al Laboratorio de Ecología de Peces, en especial al jefe Dr. Felipe Galván por haberme adoptado, brindándome un lugar en este laboratorio y por su valiosa amistad. Muchas gracias Doc!

Al Laboratorio de Química Marina y de CICIMAR-IPN por facilitarme la utilización de sus instalaciones y equipo. En especial gracias a la Dra. Griselda Rodríguez y a la M. en C. Sonia Futema. También agradezco al Laboratorio de Espectrometría de Masas (LESMA-CICIMAR) y al Tec. Ángel Ruvalcaba por la gran ayuda para que se llevaran a cabo los análisis.

A mis compañeros Biol. Mar. Maria Antonienta Galindo Rosado, Dr. (C) Ana Hacohe Domene y M. en C. Edgardo Camacho Bareño por su asesoramiento y sugerencias en el uso del método “Stable Isotopes Bayesian Ellipses in R”, sobre todo en cuanto al uso y los “trucos” del R.

Agradezco también al Biol. Mar. Uriel F. Valdez Montiel por su gran ayuda e ideas sugeridas para mejorar esta tesis. También por sacrificar tardes o fines de semana para ayudarme a procesar las muestras y calmar mis momentos de histeria.

A mi colega y amiga Biol. Mar. Ollin Gonzáles, que desde el otro extremo del Pacífico aportó sugerencias para mejorar la redacción del resumen en inglés.

A mis compañeros de laboratorio Marion Rouss, Alex Salgado, Elena Tamburin y Bernardo Sánchez (*Chato*) por haber participado también en una parte del procesamiento de las muestras. Y al resto de los chicos del laboratorio de Ecología de Peces (miembros y ex miembros): *Chayo* Simental, *Toni* Galindo, Claudia Maya, “Lalo-Wero” Méndez, *Hanny* Murillo, Ana “*Miss Hacoheh*”, Morgane Sánchez y Fabián Cervantes, etc., por ser buenos distractores, amigos y compañeros.

Al C.P. Humberto Ceseña y César Casas por su ayuda en todos los trámites requeridos en estos dos años.

## ***Dedicatoria***

A mis padres (Elisa y Javier) y hermano (Alexis), por toda su paciencia y amor, cuando los tiempos parecen difíciles... porque estamos juntos en las buenas y en las malas.

A mi abuelo Gabino, que sigue de viaje en la dimensión desconocida (+), pero que siempre lo tengo presente en mi mente. A pesar de que hace 9 años no nos vemos sigo aprendiendo cosas de ti.

A mi novio, Uriel, por todo su apoyo, paciencia y cariño. Por hacer más agradables mis días 😊 ❤️

A todos mis amigos, aunque a veces no los veo seguido o ya no podemos cotorrear tan seguido como antes (por falta de tiempo o por exceso de distancia), sé que han estado ahí alentándome a seguir y transmitiéndome sus buenas vibras.

A mi Ponciano, el gatito más amoroso y gordito del mundo.

## INDICE

LISTA DE FIGURAS .....	III
LISTA DE TABLAS .....	V
GLOSARIO .....	VI
RESUMEN .....	VIII
ABSTRACT .....	IX
INTRODUCCIÓN .....	1
ANTECEDENTES .....	3
Distribución horizontal y vertical de la especie .....	3
El estatolito y el aparato mandibular como registro de cambios ambientales y tróficos en <i>D. gigas</i> .....	4
JUSTIFICACIÓN .....	10
HIPÓTESIS .....	12
OBJETIVOS .....	12
Objetivo General .....	12
Objetivos particulares .....	12
ÁREA DE ESTUDIO .....	13
Características oceanográficas .....	13
Trabajo de Campo .....	15
Trabajo de Laboratorio .....	15
Procesamiento de estatolitos .....	15
Procesamiento de picos .....	15
Análisis de $\delta^{18}\text{O}$ , $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ .....	17
Análisis de datos .....	18
Variaciones de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en estatolitos, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en picos de <i>D. gigas</i> entre sexos, tallas, y temporadas. ....	19
Perfiles de $\delta^{18}\text{O}$ en la columna de agua .....	19
Contribución isotópica ( $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ ) de las presas de <i>D. gigas</i> a sus valores isotópicos dentro del área de estudio .....	21
Amplitud y traslapo trófico-espacial de <i>D. gigas</i> .....	22
RESULTADOS .....	23

Número de organismos y distribución de tallas entre temporadas .....	23
Temporada 2007 .....	25
Valores generales de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en los estalitos .....	25
Valores de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con relación al sexo.....	26
Valores de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de grupos modales y con relación a la talla .....	27
Temporada 2009 .....	29
Valores generales de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en los estalitos .....	29
Valores de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con relación al sexo.....	30
Valores de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de grupos modales y con relación a la talla .....	31
Variación del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ entre la temporada 2007 y 2009.....	34
Perfiles de $\delta^{18}\text{O}$ en el agua de mar y su relación el $\delta^{18}\text{O}$ en el estalito de <i>Dosidicus gigas</i> .....	35
Temporada 2007 .....	35
Temporada 2009 .....	37
Valores generales de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en los picos .....	40
Temporada 2007 .....	40
Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con relación al sexo .....	40
Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con relación a la talla .....	41
Temporada 2009 .....	44
Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con relación al sexo.....	44
Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con relación a la talla .....	45
Variación del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre la temporada 2007 y 2009 .....	48
Amplitud y traslape de nicho espacial y trófico.....	49
Contribución de las presas a la composición isotópica de <i>D. gigas</i> .....	53
Temporada 2007 .....	53
Temporada 2009 .....	54
DISCUSIÓN .....	56
CONCLUSIONES .....	70
RECOMENDACIONES .....	71
BIBLIOGRAFÍA .....	73

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Estatolito de calamar gigante <i>Dosidicus gigas</i> (Markaida, 2001).....	5
Figura 2. Corte transversal del cartílago craneal de <i>D. gigas</i> . .....	5
Figura 3. Ejemplar de mandíbula superior (pico) de <i>D. gigas</i> .....	8
Figura 4. Área de estudio ubicada en la costa de Santa Rosalía B.C.S., México (región central del Golfo de California) (Tomado de Bazzino <i>et al.</i> 2007).....	13
Figura 5. Aparato mandibular de <i>D.gigas</i> .....	16
Figura 6. Mandíbula superior del pico de <i>D. gigas</i> . La pared lateral (circulo negro) es la zona analizada isotópicamente. ....	17
Figura 7. Histograma de frecuencia de longitud de manto (LM), para machos y hembras de <i>D. gigas</i> capturados durante los meses de 2007.....	24
Figura 8. Histograma de frecuencia de tallas (LM), para machos y hembras de <i>D. gigas</i> capturados durante los meses de 2009.....	25
Figura 9. Dispersión de los valores de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en el estatolito del calamar gigante <i>D. gigas</i> capturado en Santa Rosalía, Baja California Sur, en la temporada 2007.26	
Figura 10. Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los estatolitos de machos (círculo) y hembras (triángulo) de <i>D. gigas</i> de la temporada 2007 (las líneas representan $\pm$ una desviación estándar). ....	27
Figura 11. Comparación de los valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ (a) y $\delta^{18}\text{O}$ (b) entre organismos <50 y >50 cm de LM de la temporada 2007 (los rectángulos representan valor promedio $\pm$ error estándar y las líneas valor promedio $\pm$ dos veces la desviación estándar). ....	28
Figura 12. Relación entre la talla (LM) y $\delta^{13}\text{C}$ (a) y $\delta^{18}\text{O}$ (b) en individuos de 2007.29	
Figura 13. Dispersión de los valores de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en el estatolito del calamar gigante <i>D. gigas</i> capturado en Santa Rosalía, Baja California Sur, en la temporada 2009.30	
Figura 14. Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ de los estatolitos de machos (círculo) y hembras (triángulo) de la temporada 2009 (las líneas representan $\pm$ una desviación estándar). ....	31
Figura 15. Comparación de los valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ (a) y $\delta^{18}\text{O}$ (b) entre organismos <50 y >50 cm de LM de la temporada 2009 (los rectángulos representan valor promedio $\pm$ error estándar y las líneas valor promedio $\pm$ dos veces la desviación estándar). ....	32
Figura 16. Relación entre la talla (LM), $\delta^{13}\text{C}$ (a) y $\delta^{18}\text{O}$ (b) en individuos de 2009.33	

Figura 17. Promedios de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en machos y hembras pertenecientes a la temporada de pesca 2007 y 2008 (las líneas representan $\pm$ una desviación estándar). .....	34
Figura 18. Distribución vertical de machos y hembras de <i>D. gigas</i> durante los meses de la temporada 2007 de acuerdo a la relación entre el $\delta^{18}\text{O}$ del estatolito (promedio $\pm$ desviación estándar) y el valor isotópico de la aragonita en la columna de agua (línea de color azul). ....	35
Figura 19. Distribución vertical de machos y hembras de <i>D. gigas</i> durante los meses de la temporada 2009 de acuerdo a la relación entre el $\delta^{18}\text{O}$ del estatolito (promedio $\pm$ desviación estándar) y el valor isotópico de la aragonita en la columna de agua (línea de color azul). ....	38
Figura 20. Dispersión de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en el pico del calamar gigante <i>D. gigas</i> capturado en Santa Rosalía, Baja California Sur, en la temporada 2007....	40
Figura 21. Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en picos de machos (círculo) y hembras (triángulo) de la temporada 2007 (las líneas representan $\pm$ una desviación estándar). .....	41
Figura 22. Comparación de los valores promedio de a) $\delta^{15}\text{N}$ y b) $\delta^{13}\text{C}$ entre organismos <50 y >50 cm de LM de la temporada 2007 (los rectángulos representan valor promedio $\pm$ error estándar y las líneas valor promedio $\pm$ dos veces la desviación estándar).42	
Figura 22. Relación entre la longitud de manto (LM) de los individuos de 2007 y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (a) y los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (b). ....	43
Figura 23. Dispersión observada de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en el pico del calamar gigante <i>D. gigas</i> capturado en Santa Rosalía, Baja California Sur, en la temporada 2009. ....	44
Figura 24. Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en picos de machos (círculo) y hembras (triángulo) <i>D. gigas</i> de la temporada 2009 (las líneas representan $\pm$ una desviación estándar). ....	45
Figura 25. Comparación de los valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ (a) y $\delta^{13}\text{C}$ (b) entre organismos <50 y >50 cm de LM de la temporada 2009 (los rectángulos representan valor promedio $\pm$ error estándar y las líneas valor promedio $\pm$ dos veces la desviación estándar). ....	46
Figura 26. Relación entre la talla (LM), $\delta^{15}\text{N}$ (a) y $\delta^{13}\text{C}$ (b) en individuos de 2009.47	
Figura 27. Promedios de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en machos y hembras pertenecientes a la temporada de pesca 2007 y 2009 (las líneas representan $\pm$ una desviación estándar). .....	48

Figura 28. Representación del nicho espacial con elipses. Los círculos corresponden a los datos de machos y los triángulos a hembras (a y b), así como a los individuos <50 cm y >50 cm (c y d) de las temporadas 2007 y 2009 respectivamente. .... 51

Figura 29. Representación del nicho trófico con elipses. Los círculos corresponden a los datos de machos y los triángulos a hembras (a y b), así como a los individuos <50 cm y >50 cm (c y d) de las temporadas 2007 y 2009 respectivamente. .... 52

## LISTA DE TABLAS

Tabla I. Presas y sus valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ .....	21
Tabla II. Número de organismos para la temporada 2007 y 2009 .....	23
Tabla III. Intervalo mensual de profundidad a la cual habitó <i>D. gigas</i> estimado con respecto a la relación del promedio y desviación estándar del $\delta^{18}\text{O}$ en el estatolito y el perfil isotópico del $\delta^{18}\text{O}$ de la aragonita en la columna de agua durante la temporada 2007.....	36
Tabla IV. Intervalo mensual de profundidad a la cual habitó <i>D. gigas</i> estimado con respecto a la relación del promedio y desviación estándar del $\delta^{18}\text{O}$ en el estatolito y el perfil isotópico del $\delta^{18}\text{O}$ de la aragonita en la columna de agua durante la temporada 2009.....	39
Tabla V. Área de las elipses y valor de traslapo de nicho espacial correspondiente a las categorías de sexos y grupos modales en función de los valores de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ .....	50
Tabla VI. Área de las elipses y valor de traslapo de nicho trófico correspondientes a las categorías de sexos y grupos modales en función de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ . .....	50
Tabla VII. Estimación de la contribución proporcional de presas a partir del modelo de mezcla bayesiano MixSir a la dieta de <i>Dosidicus gigas</i> por grupos de talla del 2007 en la región central del Golfo de California (IC = intervalo de confianza). ....	53
Tabla VIII. Estimación de la contribución proporcional de presas a partir del modelo de mezcla bayesiano MixSir a la dieta de <i>Dosidicus gigas</i> por sexos (A) y grupos de talla (B) en la región central del Golfo de California (IC = intervalo de confianza).....	55

## GLOSARIO

**Aragonita:** Forma cristalina del carbonato de calcio ( $\text{CaCO}_3$ ), el mineral más abundante en el planeta y que constituye la mayor parte de las estructuras esqueléticas de muchos organismos marinos (corales, algas calcáreas, conchas de bivalvos, etc.) (Kim *et al.* 2007).

**Bentopelágico:** Especies que realizan migraciones verticales de periodicidad definida y pueden encontrarse tanto vinculadas al sustrato como independientes de él (Young *et al.* 2012).

**Estatolitos:** Estructuras calcáreas pares compuestas por carbonato de calcio en forma de aragonita presentes en cámaras llamadas estatocistos, ubicadas en la zona ventro-posterior al cerebro de cefalópodos. Su aspecto es opaco y su consistencia dura. Tiene por función el mantenimiento del equilibrio, control de la aceleración lineal, rotación y balanceo del cuerpo del animal (Flores y Garland, 2002).

**Euritermo:** Organismo con la capacidad de desarrollarse y sobrevivir en un amplio rango de temperaturas (Fraume *et al.* 2006).

**Fraccionamiento:** Variaciones en la abundancia relativa de los isótopos causados por el transporte o por la reacción preferencial de estos a partir de procesos biológicos y geoquímicos (Fry, 2006).

**Isótopos:** Átomos del mismo elemento (variaciones de un elemento) con igual número de protones y electrones pero distinto número de neutrones. Se les distingue por la masa atómica que poseen, mientras que su lugar en la tabla periódica es el mismo así como sus propiedades físicas y químicas.

**Longitud de manto (LM):** Medida estándar de longitud de un cefalópodo coleoideo. En decapodiformes como los calamares, la LM es medida a lo largo de la línea media dorsal, desde el margen del manto hasta la punta posterior del cuerpo, excluyendo las colas (Young *et al.* 2012)

**Mesopelágico, ca:** Especie que vive o se alimenta en aguas abiertas a profundidades entre 200 y 1000 m. También este concepto se usa para denominar a la zona en el mar dentro de este rango de profundidad (Young *et al.* 2012).

**Tasa de recambio isotópica:** Periodo en el que las razones isotópicas de un tejido reflejan la señal o firma isotópica de una dieta o el ambiente en particular. Los tejidos con una tasa de recambio isotópica rápida reflejarán una dieta reciente mientras que

aquellos tejidos con una tasa de recambio lenta reflejarán la dieta promedio representativa de un periodo mucho más extenso. Se relaciona directamente con la tasa metabólica (Carlisle *et al.* 2012).

**Zona de Oxígeno Mínimo (ZOM):** Región oceánica en la que las masas de agua caracterizadas por bajas concentraciones de oxígeno disuelto (0.5ml l-1) a profundidades intermedias (10 – 1000 m), asociadas a altas tasas de respiración y descomposición de la materia orgánica sedimentada de la superficie (Levin, 2003).

**Zona Nerítica:** La zona litoral o región nerítica se encuentra limitada por la plataforma continental, que suele llegar hasta los 200 m de profundidad (Young *et al.* 2012).

**$\delta^{13}\text{C}$ :** Diferencia expresada en partes por mil entre la razón de  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  de una muestra y la razón  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  del estándar (Pee Dee Belemnite para el carbono).

**$\delta^{18}\text{O}$ :** Diferencia expresada en partes por mil entre la razón de  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$  de una muestra y la razón  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$  del estándar (NBS-19 para el oxígeno).

**$\delta^{15}\text{N}$ :** Relación isotópica de  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  expresada en partes por mil sobre un estándar ( $\text{N}_2$  atmosférico).

## RESUMEN

Las fluctuaciones en la disponibilidad y abundancia del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en la región central del Golfo de California, han derivado en la necesidad de conocer las preferencias en la distribución vertical y horizontal de *D. gigas* en la columna de agua. A partir del análisis de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en estatolitos, como de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en el aparato mandibular se determinó la profundidad del hábitat en la que se encuentra *D. gigas* y su relación con la dieta, respectivamente. Se analizaron un total de 219 muestras de estatolitos y picos de organismos capturados en Santa Rosalía Baja California Sur en las temporadas de pesca 2007 y 2009. Los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  indican que *D. gigas* se distribuye en promedio entre 160 y 250 m de profundidad, con máximos de 500 m. La ausencia de diferencias significativas en  $\delta^{18}\text{O}$  entre sexos indica una distribución vertical similar. Sin embargo, la ausencia en 2007 y presencia de diferencias significativas en  $\delta^{13}\text{C}$  ( $U= 1937$ ,  $p=0.002$ ) y  $\delta^{15}\text{N}$  ( $U= 1493$ ,  $p<0.001$ ) en 2009 indican una segregación a nivel horizontal relacionado con el tipo de presa consumida en cada género. Los machos recibieron una mayor contribución a su composición isotópica de *Nyctiphanes simplex* (83-86%) y las hembras de *Opisthonema libertate* (13-16%). Diferencias significativas en  $\delta^{18}\text{O}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre grupos modales (<50 y >50 cm), así como la relación positiva que presentó  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  con la talla en 2007 y 2009 indicó segregación vertical (sólo en 2007) y horizontal de *D. gigas* en función de la talla. Los individuos <50 cm de LM prefieren un hábitat oceánico ( $\delta^{13}\text{C} \approx -17.3\text{‰}$ ) asimilando principalmente la composición isotópica de presas como *Nyctiphanes simplex*, mientras que los >50 cm se distribuyeron cerca de la costa ( $\delta^{13}\text{C} \approx -16.8\text{‰}$ ) asimilando más a *Opisthonema libertate* y *Benthosema panamense*. Por último, las diferencias encontradas entre temporadas de pesca en  $\delta^{18}\text{O}$  ( $U = 4650$ ,  $p < 0.05$ ) y  $\delta^{13}\text{C}$  ( $U = 2286$ ,  $p < 0.05$ ), así como en  $\delta^{15}\text{N}$  ( $U = 3155$ ,  $p < 0.05$ ) y  $\delta^{13}\text{C}$  ( $U = 3757$ ,  $p < 0.05$ ) confirma que *D. gigas* tiene distintas preferencias en su distribución vertical y horizontal las cuales se sugiere que están influenciadas principalmente por el factor dieta.

**Palabras clave:** Equilibrio isotópico, Isótopos estables de oxígeno, Isótopos estables de carbono, Isótopos estables de nitrógeno, tejidos metabólicamente inertes.

## ABSTRACT

Fluctuations in the availability and abundance of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the central Gulf of California have prompted studies focused on their vertical and horizontal distribution in the water column. As from the analysis of  $\delta^{18}\text{O}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  in statoliths, as well as  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  in the squid beaks it was determined the habitat depth of *D. gigas* and its relation to the diet respectively. To address this, 250 samples of jumbo squid statoliths and beaks from the fishing seasons 2007 and 2009 were analyzed. The  $\delta^{18}\text{O}$  values indicated that *D. gigas* was distributed on average at 160 and 250 m depth, with maximum of 500 m for each year respectively. The absence of significant differences in  $\delta^{18}\text{O}$  between sexes indicates the absence of vertical segregation. However, the absence in 2007 and the presence of significant differences in  $\delta^{13}\text{C}$  ( $U = 1937$ ,  $p = 0.002$ ) and  $\delta^{15}\text{N}$  ( $U = 1493$ ,  $p < 0.001$ ) in 2009 indicated a horizontal level segregation related to the type of prey consumed by each gender. Males received a greater contribution to their isotopic composition from *Nyctiphanes simplex* (83-86%) while females from *Opisthonema libertate* (13-16%). Significant differences in  $\delta^{18}\text{O}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  between modal groups (<50 and > 50 cm) and the positive relationship presented between  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  with the size in 2007 and 2009 indicated vertical (only in 2007) and horizontal segregation of *D. gigas* in relation to the mantle length. Individuals <50 cm LM prefer an oceanic habitat ( $\delta^{13}\text{C} \approx -17.3 \text{ ‰}$ ) assimilating mainly the isotopic composition of preys like *Nyctiphanes simplex*, whereas > 50 cm were distributed near the coast ( $\delta^{13}\text{C} \approx -16.8 \text{ ‰}$ ) assimilating more *Opisthonema libertate* and *Benthoosema panamense*. Finally, the differences between fishing seasons in  $\delta^{18}\text{O}$  ( $U = 4650$ ,  $p < 0.05$ ) and  $\delta^{13}\text{C}$  ( $U = 2286$ ,  $p < 0.05$ ), as well as in  $\delta^{15}\text{N}$  ( $U = 3155$ ,  $p < 0.05$ ) and  $\delta^{13}\text{C}$  ( $U = 3757$ ,  $p < 0.05$ ) confirmed that *D. gigas* has different preferences in their vertical and horizontal distribution which suggests that they are mainly influenced by the diet.

Keywords: Isotopic equilibrium, Oxygen stable isotopes, Carbon stable isotopes, Nitrogen stable isotopes, metabolically inert tissues.

## INTRODUCCIÓN

La pesquería del calamar gigante (*Dosidicus gigas*) en México destaca por su volumen de captura, la cual se realiza principalmente en la región central del Golfo de California ubicándose como la sexta en importancia a nivel nacional en cuanto a volúmenes de captura en los últimos años (100,000 toneladas de 1994 a 2004; CONAPESCA, 2009, 2010, 2011). En Baja California Sur (BCS), la localidad que más aporta en las capturas es Santa Rosalía, en la cual se ha reportado la presencia tanto de machos como hembras de 13-120 cm de longitud de manto (LM) (Martínez-Aguilar *et al.* 2004) durante los meses de marzo a octubre (Markaida, 2001).

Dada la importancia económica de *D. gigas* para la región surge la necesidad de generar información sobre el comportamiento migratorio y preferencias en la distribución horizontal y vertical en la columna de agua (Ehrhardt, 1991; Markaida *et al.* 2005; Gilly *et al.* 2006), lo cual de manera conjunta con otros estudios permite conocer áreas de capturas y tiempo de residencia en el área, así como una posible segregación intraespecífica, información considerada como esencial para la gestión y establecimiento de normas de regulación y pesca.

Existen estudios de las preferencias en la distribución horizontal y vertical de *D. gigas* mediante la aplicación de marcas satelitales (Gilly *et al.* 2006; Stewart *et al.* 2013) y marcado-recaptura (Markaida, 2005). Sin embargo, estas técnicas presentan limitantes: Son indicadores que proporcionan información a corto plazo (e.g días y meses) su aplicación sólo es viable en organismos maduros (Nigmatullin *et al.* 2001) de grandes tallas (>75 cm; Bazzino *et al.* 2010) por lo que no permiten conocer el comportamiento migratorio del organismo en etapas ontogénicas previas (e.g. juveniles).

Recientemente el análisis de isótopos estables, en particular  $\delta^{18}\text{O}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ , ha sido utilizado para el estudio de preferencias en la distribución horizontal y vertical de un organismo en la columna de agua, dada la estrecha relación existente entre los isótopos con la biología de los organismos y la biogeoquímica del ecosistema

(Peterson y Fry, 1987). El  $\delta^{18}\text{O}$  hace posible establecer la preferencias de las temperaturas a las que vivió un organismo (Landman *et al.* 2004; Shephard *et al.* 2007), mientras que el  $\delta^{13}\text{C}$  permite identificar zonas de alimentación (Argüelles *et al.* 2012; Carlisle *et al.* 2012). Por último el  $\delta^{15}\text{N}$  permite identificar las relaciones tróficas del depredador y sus presas (Ruiz-Cooley *et al.* 2006) a corto, mediano y largo plazo dependiendo del tejido analizado.

A partir del análisis isotópico en estructuras metabólicamente activas (e.g. músculo) se ha logrado conocer el comportamiento migratorio de diferentes especies a corto y mediano plazo (Ménard *et al.* 2007; Carlisle *et al.* 2012). Mientras que a partir de estructuras metabólicamente inertes (e.g. otolitos y estructuras quitinosas) a largo plazo (Shephard *et al.* 2007; Landman *et al.* 2004; Cherel y Hobson, 2005; Lorrain *et al.* 2011). En el caso particular del calamar gigante, las estructuras que cumplen con las características para el estudio de la distribución a largo plazo es el estatolito ( $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ ) y el pico ( $\delta^{15}\text{N}$ ) debido a la nula tasa de recambio isotópico que presentan, por lo que se considera un registro de la distribución y hábitos alimenticios de un organismo durante su ciclo de vida (Høie *et al.* 2004; Jackson *et al.* 2007).

En este contexto, a partir del análisis de  $\delta^{18}\text{O}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  presentes en el estatolito y pico de *D. gigas* y la relación de estas estructuras con los factores bióticos (e.g. alimento) y abióticos (e.g. temperatura del agua) se establecerán las preferencias de hábitat de esta especie en el área de Santa Rosalía, B.C.S. con la finalidad de obtener información acerca de la distribución de este importante recurso pesquero en la región central del Golfo de California.

## ANTECEDENTES

### Distribución horizontal y vertical de la especie

El conocimiento sobre las posibles preferencias en la distribución horizontal y vertical *D. gigas* ha sido generado a partir de la actividad pesquera, así como la presencia-ausencia del recurso (Ehrhardt, 1991). Ehrhardt *et al.* (1986) mencionan que los desplazamientos de *D. gigas* se encuentran principalmente en función de la temperatura de las masas de agua y disponibilidad de alimento.

En relación a la temperatura, *D. gigas* se distribuye en aguas con un amplio intervalo térmico, que va de los 15° a 28°C. En el hemisferio norte, la mayor concentración de individuos se ha reportado a temperaturas de 25 a 28°C (Nesis, 1983). Debido a su migración vertical, se ha reportado que también puede encontrarse a temperaturas menores (aproximadamente a 5°C) a lo largo de la columna de agua, por lo que puede ser considerada como una especie euritérmica (Zeidberg y Robison, 2007).

Uno de los primeros trabajos acerca de la migración y distribución de *D. gigas* en el Golfo de California, fue realizado por Ehrhardt (1991), argumentando que sus movimientos están influenciados por la dieta. Resalta la ocurrencia de una migración masiva de sur a norte dentro del golfo, para posteriormente permanecer en la región central durante el periodo de abril-agosto, coincidiendo en el hábitat de presas de importancia comercial como *Sardinops sagax* (Jenyns, 1842). De este trabajo se deriva un modelo de migración que propone que *D. gigas* ingresa en la región central del golfo proveniente del Océano Pacífico de manera estratificada, con diferentes tallas, desde enero hasta abril. Posteriormente, de mayo a agosto la estratificación permanece de la siguiente manera: individuos de tallas mayores se ubican en la zona costera, mientras que los de tallas pequeñas se mantienen alejados de la costa (Ehrhardt *et al.* 1983).

En los últimos años, a partir del método de marcado-recaptura se tiene información acerca de las migraciones horizontales y estacionales que *D. gigas* realiza entre las costas de Santa Rosalía y Guaymas, en la región central del Golfo de California (Markaida *et al.* 2005). Mientras que de manera vertical, a partir del marcaje satelital a individuos mayores a 75 cm (LM; adultos), se ha determinado que *D. gigas* desciende a profundidades mayores a los 250 m en la columna de agua (Gilly *et al.* 2006; Bazzino *et al.* 2008), relacionadas con aguas templadas, en el inicio de la Zona de Oxígeno Mínimo (ZOM) (Gilly *et al.* 2006).

Los trabajos anteriormente descritos proveen información del comportamiento migratorio del calamar gigante, sin embargo aún existe incertidumbre por ejemplo en relación a la conducta de los individuos de tallas pequeñas. Es por ello que se recomienda el uso de técnicas alternativas como el análisis de isótopos estables, para complementar la información obtenida por la aplicación de otros métodos (e.g. marcas satelitales), a partir del análisis de  $\delta^{18}\text{O}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en estructuras metabólicamente inertes del calamar como los estatolitos y el aparato mandibular (pico).

### **El estatolito y el aparato mandibular como registro de cambios ambientales y tróficos en *D. gigas***

Los estatolitos de los cefalópodos (Fig. 1) son un par de pequeñas ( $\leq 2\text{mm}$ ) estructuras de carbonato de calcio cristalizado en forma de aragonita, alojadas en cavidades adyacentes llenas de fluido denominadas estatocistos en el cartílago craneal (Fig. 2), situadas en la región posterolateral del cerebro (Dilly *et al.* 1976; Guerra y Sánchez, 1985). A la estructura la acompaña un pequeño porcentaje de material orgánico, el cual consiste en una matriz proteica (estatolina) (Radtke, 1983; Ap. Guerra y Sánchez, 1985). Ya que los estatolitos tienen una función sensitiva responsable de la detección de la aceleración lineal y angular, se consideran funcionalmente análogos a los otolitos en peces (Bettencourt y Guerra, 2000).

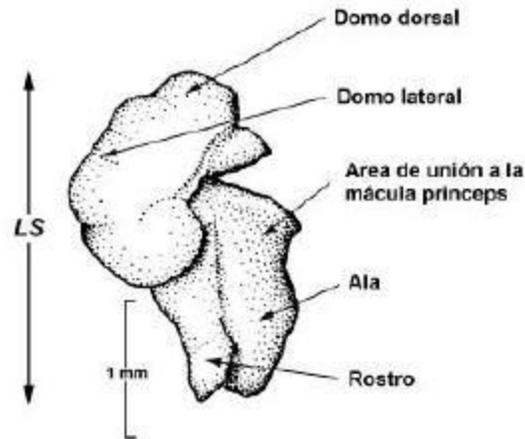


Figura 1. Estatolito de calamar gigante *Dosidicus gigas* (Markaida, 2001)



Figura 2. Corte transversal del cartílago craneal de *D. gigas*.

Como en peces, los estatolitos crecen continuamente durante toda la vida del cefalópodo, son metabólicamente inertes y por consecuencias no sufren de reabsorción o reestructuración del material que los conforma (Campana y Nielson, 1985; Landman *et al.* 2004). Estas características los hacen estructuras ideales para

el análisis de isótopos estables de organismos marinos que son altamente migratorios, permitiendo elucidar la distribución de los mismos sin llegar a necesitar del marcaje.

En organismos marinos, el análisis de  $\delta^{18}\text{O}$  en estructuras de carbonato de calcio como otolitos y estatolitos ha permitido determinar a qué temperaturas se encontraron preferentemente ya que el  $\delta^{18}\text{O}$  de los materiales carbonatados depende de la temperatura y del  $\delta^{18}\text{O}$  del agua de mar. En principio, el  $\delta^{18}\text{O}$  de los carbonatos está en un cercano equilibrio con el  $\delta^{18}\text{O}$  del carbono inorgánico disuelto, lo que hace posible hacer retrocálculo de la temperatura a la que se formaron las estructuras de  $\text{CaCO}_3$  de un organismo (Landman *et al.* 2004; Shephard *et al.* 2007; Cerón-Gómez, 2010; Sánchez-Vargas, 2011). La relación entre los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  y la temperatura de precipitación de la aragonita es negativa ya que el aumento de la misma ejerce una mayor discriminación (fraccionamiento) en contra del isótopo pesado ( $^{18}\text{O}$ ) (Thorrold *et al.* 1997).

Al igual que en el medio, el fraccionamiento isotópico del oxígeno en estatolitos es llevado a cabo por la temperatura que influye en el agua que es ingerida a través del alimento o por incorporación a partir del proceso de respiración. No hay registros de la influencia de factores como la actividad metabólica ni la tasa de crecimiento (Høie *et al.* 2003; Trueman *et al.* 2013).

A partir de la relación directa del  $\text{CaCO}_3$  y las variaciones isotópicas del medio, empleando estatolitos y otolitos respectivamente, Landman *et al.* (2004) y Shephard *et al.* (2007) han podido determinar la profundidad del hábitat en el que se encuentran cefalópodos como *Architeuthis sanctipauli* y peces de importancia comercial como *Hoplostethus atlanticus*. Para ello, en estos trabajos se realizaron perfiles del  $\delta^{18}\text{O}$  del agua de mar a partir de valores de temperatura y salinidad a distintas profundidades de sus respectivas áreas de estudio. Los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  del agua de mar resultantes se emplearon a su vez para obtener el valor de  $\delta^{18}\text{O}$  de la aragonita en la columna de agua en relación a la profundidad. Bajo la premisa de que tales estructuras se forman en equilibrio isotópico con el medio, posteriormente compararon el  $\delta^{18}\text{O}$  de otolitos

(Shephard *et al.* 2007) y estatolitos (Landman *et al.* 2004) con el perfil  $\delta^{18}\text{O}$  calculado de la aragonita, llegando así a la estimación de la profundidad a la que habitaron los individuos. De esta manera confirmaron que las variaciones isotópicas del otolito son un reflejo de las condiciones oceanográficas de la zona.

Shephard *et al.* (2007) tomaron submuestras en distintas secciones de los otolitos de *Holoplostethus atlanticus* llegaron a concluir que en edad post-larval la especie se encuentra en un hábitat mesopelágico ( $\delta^{18}\text{O} = 2.2\text{‰}$ ), encontrándose en un ambiente cálido (8.8 °C). En la etapa juvenil los individuos migran a un hábitat demersal ( $\delta^{18}\text{O} = 2.8\text{‰}$ ), con temperaturas más bajas (6 °C). Por su parte, Landman *et al.* (2004) concluyen que los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  de todo el estatolito (2.2, 2.1 y 1.7‰) son característicos de calamares que vivieron en un intervalo de temperaturas entre 10.5°-12.9°C, lo que corresponde profundidades 125-150 m, con un máximo de 500 m y ocasionalmente hasta 1000 m.

A diferencia del  $\delta^{18}\text{O}$ , los isótopos estables de carbono no suelen ser incorporados en equilibrio isotópico con la composición del agua de mar. Esto se debe a que parte del carbono utilizado para el crecimiento del estatolitos y otolito proviene del carbono metabólico (derivado de la sangre) influenciado en parte por la composición isotópica de la dieta y a su vez por la tasa metabólica del organismo (Kalish, 1991; Landman *et al.* 2004). La otra porción del carbono que se incorpora al estatolito se deriva del carbono inorgánico disuelto (CID) en el agua (Thorrold *et al.* 1997). Se ha documentado que factores como la edad, la temperatura del ambiente y profundidad del hábitat pueden influir en el  $\delta^{13}\text{C}$  de otolitos de peces (Høie *et al.* 2003), sin embargo no se tiene bien definida esta relación.

Para la obtención de información acerca de la ecología trófica de cefalópodos a partir del análisis de isótopos estables es común emplear estructuras duras como el pico (Cherel y Hobson, 2005; Ruiz-Cooley *et al.* 2006) y en otros casos la pluma o concha interna de los mismos (Lorrain *et al.* 2011). El pico (Fig. 3) se compone de un complejo de quitina y proteínas (Hunt y Nixon, 1981; *Ap.* en Guerra *et al.* 2010) que al

igual que el estatolito, se trata de una estructura de acreción, en este caso de material biológico inactivo que va dejando un registro molecular a medida que crece el organismo durante su ciclo de vida (Cherel y Hobson, 2005).

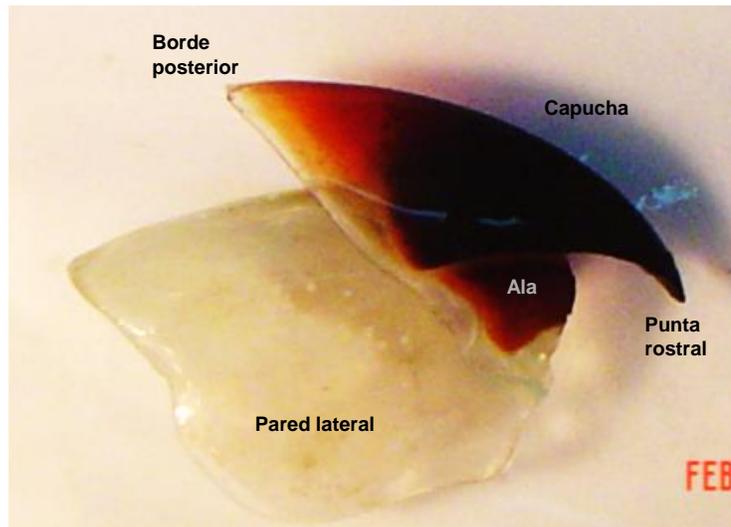


Figura 3. Ejemplar de mandíbula superior (pico) de *D. gigas*

Los datos obtenidos del análisis isotópico de los picos han permitido obtener información de hábitos y zona de alimentación de los organismos, que pueden ser utilizados para la interpretación de la distribución de los organismos en el medio (Guerra *et al.* 2010).

El análisis de  $\delta^{13}\text{C}$  en picos de cefalópodos, al ser su valor influenciado por la productividad primaria en el medio (Romanek *et al.* 1992) y debido a su variación entre una zona costera y oceánica, permite describir la zona en la que se distribuyó preferentemente una población a partir del análisis de su composición isotópica. Niño-Torres *et al.* (2006) señala que la presencia de valores por debajo de  $-15\text{‰}$  en un organismo o una población, es reflejo de una distribución preferentemente alejada de la costa dentro del Golfo de California.

El valor de  $\delta^{15}\text{N}$  por su parte, al encontrarse en función de la dieta asimilada por cada organismo permite identificar hábitos alimenticios y posición trófica de una especie. A partir del análisis del aparato mandibular (picos) de *D. gigas*, Ruiz-Cooley *et al.* (2006) concluyen que las tallas pequeñas (20-28 cm de LM) de esta especie presentan una posición trófica inferior a la de las tallas grandes (38 a 84 cm de LM).

De esta manera el análisis de estos isótopos aportará información acerca de las preferencias en la distribución vertical y horizontal, así mismo permitirá inferir si sus movimientos y distribución pueden estar asociados con el alimento.

## JUSTIFICACIÓN

El desconocimiento acerca de la disponibilidad anual de *D. gigas* como recurso para la pesquería de Santa Rosalía, B. C. S. ha sido hasta ahora resultado de información incompleta acerca de la biología de la especie, como lo es la preferencia de hábitat de los individuos, en especial aquellos de tallas menores. El conocimiento de las preferencias en la distribución de *D. gigas*, recurso pesquero de importancia en el noroeste de México, ayudará a obtener más información sobre la dinámica de la población con la cual sea posible contribuir para la toma de decisiones dentro en el manejo de su pesquería.

Anteriormente, para conocer acerca de la distribución y migraciones de *D. gigas* la metodología más aplicada se ha basado en la aplicación de marcadores extrínsecos como marcas (e.g. anillos y marcas satelitales). Sin embargo, en el presente trabajo se propone el análisis de isótopos estables ya que se trata de marcadores biogeoquímicos, que al ser asimilados son el reflejo del comportamiento de los organismos y del ambiente o región en donde se encuentra una población.

A diferencia de los marcadores extrínsecos utilizados para el monitoreo del movimiento de animales, el análisis de isótopos estables presenta las siguientes ventajas: 1) su aplicación no está en función de características del organismo (e.g. talla); 2) representan el comportamiento de la población y no sólo del organismo que tiene la marca; 3) evita la presencia de estrés en el organismo ya que no se tiene que recurrir al marcado-recaptura.

Ya que el tiempo de residencia de los isótopos en un tejido o estructura depende de la tasa de recambio metabólico, el uso de tejidos metabólicamente inertes como estatolitos y pico, tiene también mayor ventaja sobre los tejidos metabólicamente activos, debido a que el  $\text{CaCO}_3$  y la quitina que conforman estas estructuras no son reabsorbidas después de su depósito. Es por ello que sus concentraciones isotópicas pueden permanecer sin cambios, siendo entonces reflejo de características del medio, comportamiento y por ende su distribución.

El análisis de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en el estatolito de *D. gigas* y el estudio intraespecífico (sexos, grupos modales, temporadas) que se realiza a partir del análisis isotópico permitirá identificar aspectos de la distribución vertical (preferencias) dado que estos isótopos son principalmente influenciados por factores físicos como la temperatura en la columna de agua. Así mismo, bajo la premisa de que la preferencia por un hábitat, está influenciada por los hábitos alimenticios de la especie, se analizará isotópicamente el  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  del pico, ya que sus valores reflejan principalmente el nivel trófico de la dieta asimilada y la zona de alimentación (e.g. costera) de un organismo. De esta manera se podrá determinar si el alimento es un factor determinante en la distribución de *D. gigas*

El presente trabajo es el primero que se realiza empleando dos estructuras metabólicamente inertes de *Dosidicus gigas*, con el objeto de interpretar las preferencias en su distribución vertical y horizontal, dentro del Golfo de California, buscando que la información generada en este estudio permita conocer más detalles acerca de la dinámica de este recurso pesquero a partir del conocimiento de los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en el estatolito, así como  $\delta^{13}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en el pico.

## **HIPÓTESIS**

Dado que se ha documentado que los valores de  $\delta^{18}\text{O}$ ,  $\delta^{13}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  presentes en estructuras inertes se relacionan con las preferencias en distribución horizontal y vertical de los organismos marinos, se espera que el estatolito y pico de *D. gigas* registren la presencia de posibles cambios en los factores bióticos (alimento) y abióticos (temperatura) en la región central del Golfo de California, lo que permitirá detectar diferencias entre sexos, grupos de tallas y temporadas de pesca, para comprender e inferir posibles cambios en la distribución del recurso.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo General**

Conocer las preferencias en la distribución vertical y horizontal de *D. gigas* a partir del análisis isotópico de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ , así como la relación con sus hábitos alimenticios (valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ ).

### **Objetivos particulares**

- Determinar los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en el estatolito del calamar *D. gigas* y sus variaciones entre sexos, tallas y temporadas.
- Determinar los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en el pico del calamar *D. gigas* y sus variaciones entre sexos, tallas y temporadas.
- Determinar la contribución isotópica de  $\delta^{15}\text{N}$  de las presas de *D. gigas* a sus valores isotópicos dentro del área de estudio.
- Determinar la amplitud y el traslape espacial de *D. gigas* en el área de estudio.
- Determinar el traslape trófico de *D. gigas* en el área de estudio

## ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio está ubicada frente a las costas de Santa Rosalía en la región central del Golfo de California (Fig. 4), la cual se ubica en  $27^{\circ} 20' N$  y  $112^{\circ} 16' W$ . Parte del área de estudio corresponde a la zona de transición entre la región norte y centro del golfo, ubicándose frente a la cuenca de Guaymas con una profundidad cercana a los 1000 m (Robles y Marinone, 1987).

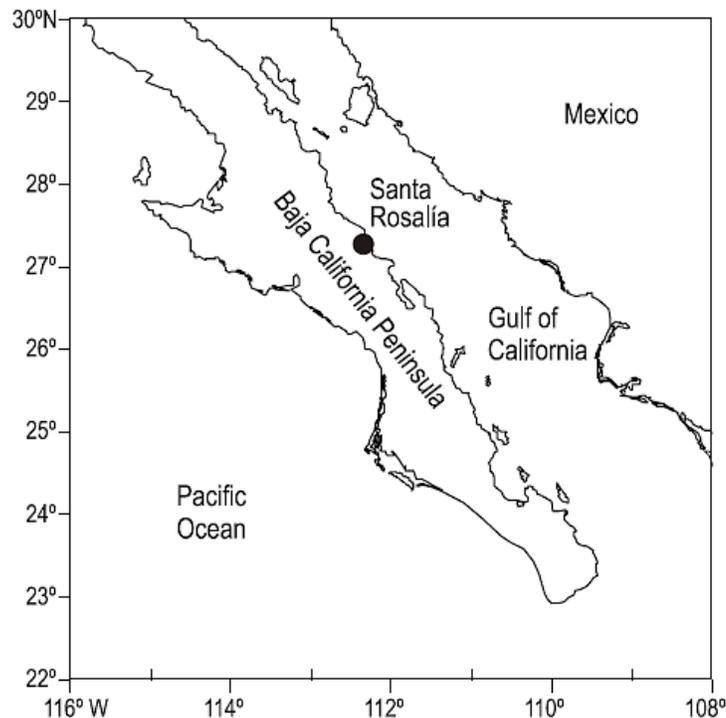


Figura 4. Área de estudio ubicada en la costa de Santa Rosalía B.C.S., México (región central del Golfo de California) (Tomado de Bazzino *et al.* 2007).

## Características oceanográficas

La región central del Golfo de California ( $28.3^{\circ}$ - $25.7^{\circ}N$  y  $112.8^{\circ}$ - $109.33^{\circ}W$ ), se caracteriza por registrar una fuerte estacionalidad de la temperatura superficial con valores mínimos entre  $16$ - $17^{\circ}C$  en Febrero-Marzo y de  $31^{\circ}C$  en Agosto, mes en el que las diferencias de temperatura entre la superficie y los 150 m de profundidad es de

16°C, provocando una marcada estratificación térmica durante el verano (Robles y Marinone, 1987; Semarnat, 2006).

En esta región el Agua del Golfo de California (GCW por sus siglas en inglés) ocupa los primeros 150 m de profundidad y se caracteriza por presentar altas temperaturas ( $T > 12^{\circ}\text{C}$ ) y alta salinidad ( $S \geq 35$  ups). Es la masa de agua más superficial debido a su temperatura que puede alcanzar los 30°C en el verano (Bray, 1988; Lavin y Marinone, 2003). A partir de los 150 m hasta los 500 m de profundidad se encuentra el Agua Superficial Subtropical (SSW por sus siglas en inglés) con una salinidad intermedia ( $34.5 < S < 35$  ups) y temperaturas templadas ( $9 \leq T \leq 18^{\circ}\text{C}$ ) (Lavin y Marinone, 2003).

La productividad en el área de estudio es resultado de eventos de surgencia en condiciones de verano, por efecto de vientos del sureste de julio a octubre. (Álvarez-Borrego, 1983; Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Sin embargo esta se considera débil a causa de la estratificación significativa que ocurre en la columna de agua, así como de la entrada de agua tropical superficial cálida y pobre en nutrientes (Álvarez-Borrego, 1983; Badan-Dangon *et al.* 1985; Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Santamaría-del-Angel *et al.* 1999). Otra posible causa es la debilidad de los vientos durante el verano (Lavin y Marinone, 2003). Al respecto Lara-Lara *et al.* (2007) indican que las concentraciones de pigmentos fotosintéticos y bajas tasas de productividad primaria en la región central del golfo ocurren durante este periodo cálido. La ZOM en el área de estudio presenta valores de 0.1- 0.2 ml-l<sup>-1</sup> y se presenta a partir de los 250 m aproximadamente, hasta los 800 m de profundidad (Roden y Groves, 1959; Roden, 1964).

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

### **Trabajo de Campo**

Las muestras fueron obtenidas quincenalmente en las zonas de desembarque de la flota artesanal comercial que opera en las costas de Santa Rosalía, B.C.S., durante la temporada (marzo a octubre) 2007 y 2009. Por salida se tomó una muestra de 30 organismos; a cada individuo se le registró la longitud del manto (cm), el peso total (g) y de manera macroscópica se determinó el sexo. Posteriormente se disectó la región cefálica y el aparato mandibular (pico) de cada organismo y se conservaron congelados para ser trasladados al Laboratorio de Ecología de Peces del CICIMAR-IPN.

### **Trabajo de Laboratorio**

#### ***Procesamiento de estatolitos***

En el laboratorio, se descongeló la región cefálica de cada calamar para posteriormente extraer el cráneo cartilaginoso y realizar cortes transversales, con el objeto de ubicar los estatocistos (Dilly, 1976) y extraer de ahí los estatolitos. Una vez que se extrajeron y sin humedad estos fueron almacenados en viales tipo *Eppendorf* de 1.5 ml. Posteriormente los estatolitos fueron sometidos por separado a un proceso de macerado con un mortero de ágata manual hasta obtener un polvo homogéneo de aragonita. Entre el molido de cada muestra, el mortero fue lavado con agua y una solución de metanol-cloroformo 1:1 para evitar contaminación por carbonatos. Previo al análisis isotópico, de cada muestra se pesó aproximadamente 100 µg en una microbalanza analítica (marca Metler Toledo) con precisión de  $\pm 0.0001$  g. Posteriormente la muestra fue depositada en viales sellados tipo *Exentainer*.

#### ***Procesamiento de picos***

Para la obtención de las muestras de picos, se descongelaron los aparatos mandibulares y se retiró el tejido muscular que acompaña a la estructura (Fig. 5).

Posteriormente, de la mandíbula superior se tomó una muestra de la zona denominada “pared lateral” (Fig. 6), región de formación más reciente que se encuentra en constante acreción durante toda la vida del calamar, siendo similar su tasa de crecimiento a la del cuerpo del organismo (Ruiz-Cooley *et al.* 2006).

La muestra obtenida de cada pico fue secada en un horno marca Felisa a 50°C por un periodo de 24 a 48 horas para ser posteriormente ser pulverizada con un mortero de ágata. Entre el macerado de cada muestra, el mortero fue lavado con agua y una solución de metanol-cloroformo 1:1 para evitar contaminación por lípidos. Del material pulverizado de cada individuo se pesó 1 mg en microbalanza analítica para posteriormente ser depositado en una cápsula de estaño de 8 x 5 mg.



Figura 5. Aparato mandibular de *D.gigas*

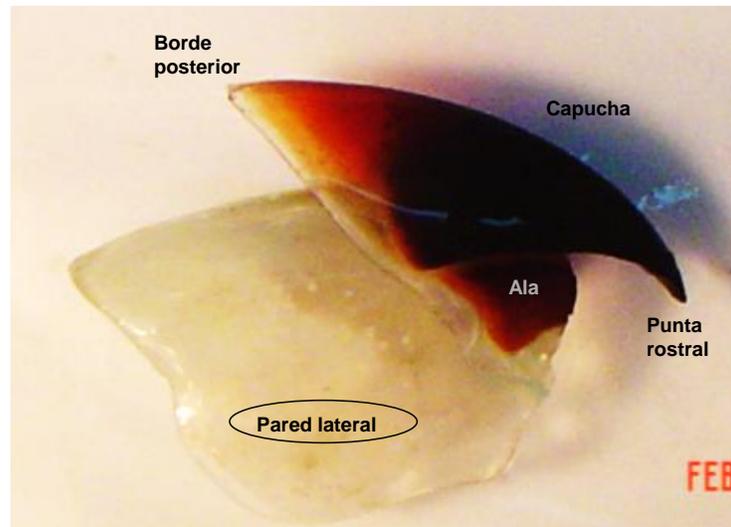


Figura 6. Mandíbula superior del pico de *D. gigas*. La pared lateral (circulo negro) es la zona analizada isotópicamente.

### **Análisis de $\delta^{18}\text{O}$ , $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$**

En el caso del análisis isotópico de oxígeno y carbono de los estatolitos, cada vial *Exentainer* con muestra fue inyectado con helio durante cinco minutos con el objetivo de desplazar todo el gas de origen atmosférico y evitar así valores erróneos en la medición isotópica (Sánchez-Vargas, 2011). Transcurrido este tiempo, se adicionó ácido fosfórico a cada muestra para provocar la disolución de carbonatos y la liberación de  $\text{CO}_2$  proveniente de la matriz de aragonita del estatolito (Sánchez-Vargas, 2011).

Con el fin de favorecer la reacción del ácido con el carbonato de calcio, las muestras permanecieron por un periodo de 24 horas a una temperatura aproximada de  $72^\circ\text{C}$ . Posteriormente, las muestras se analizaron en un espectrómetro de masas Delta V Plus de Thermo Scientific automatizado para carbonatos (Gas Bench), en el Laboratorio de Espectrometría de Masas del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (LESMA-CICIMAR). Para el análisis isotópico se utilizó como estándar el NBS-19, aceptado por el National Bureau of Standards con un valor de  $\delta^{18}\text{O}$  de  $-2.2\text{‰}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de  $1.95\text{‰}$  (vs PDB). La precisión analítica en ambos casos fue  $<0.2\text{‰}$  para  $\delta^{13}\text{C}$  y  $<0.4\text{‰}$  en  $\delta^{18}\text{O}$ .

Para el análisis isotópico de carbono y nitrógeno de las muestras de pico se empleó un espectrómetro de masas (Delta V Plus de Thermo Scientific) de flujo continuo acoplado a un analizador elemental (Elemental Combustion System Costech Instruments) en el LESMA-CICIMAR. Los estándares utilizados en la calibración del espectrómetro para  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) fue  $\text{CO}_2$  (99.8%) con referencia al estándar internacional de V-PDB igual a -43.85‰. Mientras que para  $\delta^{15}\text{N}$  fue  $\text{N}_2$  (99.99%) con referencia al nitrógeno atmosférico = -0.21‰. La precisión de los estándares fue de 0.02‰ para  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ .

Los valores de  $\delta^{18}\text{O}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  se calcularon a partir de las razones isotópicas medidas en la muestra y la de los estándares mediante la siguiente fórmula (Park y Epstein 1961):

$$\delta^{18}\text{O}, \delta^{13}\text{C} \text{ y } \delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = [(R \text{ muestra}/R \text{ estándar})-1] \times 1000.$$

Donde:

R muestra = Proporción entre el isótopo pesado y el ligero  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ,  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$

R estándar = Valor de NBS-19, para  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  (estanolito)

Valor de nitrógeno atmosférico ( $\text{N}_2$ ) para  $\delta^{15}\text{N}$

Valor de Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) para el  $\delta^{13}\text{C}$  del pico.

### **Análisis de datos**

Para el análisis de datos, los organismos fueron agrupados por categorías como: sexo, temporada (2007 y 2009) y grupos modales. Para la identificación de grupos modales, se analizó la distribución de frecuencia de tallas con el método de Bhattacharya (Sparre *et al.* 1989). Dado que los datos no cumplieron con los principios de normalidad y homocedasticidad, se aplicaron pruebas no paramétricas.

### **Variaciones de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en estatolitos, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en picos de *D. gigas* entre sexos, tallas, y temporadas.**

Con el fin de detectar variaciones intraespecíficas se graficaron los valores promedio y desviación estándar para  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de los estatolitos así como los de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de los picos entre categorías. Se aplicó la prueba Mann-Whitney para detectar diferencias significativas entre machos y hembras, organismos <50cm y >50cm, así como entre las temporadas 2007 y 2009. Para conocer si existió alguna relación entre  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ , así como  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ , y de cada isótopo respecto a la longitud de manto de los organismos se utilizó la correlación de Spearman

### **Perfiles de $\delta^{18}\text{O}$ en la columna de agua**

Con el fin de determinar la profundidad en la columna de agua a la cual habita *D. gigas* se calcularon los perfiles del  $\delta^{18}\text{O}$  de la aragonita en la columna de agua del área de estudio por mes para la temporada 2007 y 2009. Con este objetivo se emplearon perfiles de temperatura y salinidad (0 a 500 m de profundidad) de la costa de Santa Rosalía, B. C. S. del periodo de abril a septiembre (excepto junio y julio) 2007 y de marzo a octubre (excepto septiembre) de 2009. Los perfiles de estas variables ambientales se obtuvieron del *World Ocean Atlas 2009* (Antonov *et al.* 2010; Locarini *et al.* 2010) del *National Oceanographic Data Center* de Estados Unidos (NODC-NOAA) para el punto 27.37° N, 112.127° W, el cual se encuentra ubicado dentro de la zona de captura de *D. gigas*.

Una vez obtenidos los valores de temperatura y salinidad, fueron sustituidos en el modelo (2) la cual fue despejado del modelo (1) de Wejnert *et al.* (2010), empleada para determinar la relación entre la temperatura y el  $\delta^{18}\text{O}$  del agua de mar, teniendo cómo incógnita el valor de  $\delta^{18}\text{O}$  de la aragonita en el medio.

Ecuaciones de Wejnert *et al.* (2010):

$$T^{\circ}\text{C} = C_1 - C_2 * (\delta^{18}\text{O}_A - \delta^{18}\text{O}_w) \quad (1)$$

Dónde:

$T^{\circ}\text{C}$  = Temperatura de calcificación ( $^{\circ}\text{C}$ ).

$C$  = Constantes de calcificación en foraminíferos de acuerdo a la temperatura y salinidad.

$C_1 = 13.2$

$C_2 = 4.89$

$\delta^{18}\text{O}_A$  = Valor isotópico del oxígeno en la aragonita en el agua de mar.

$\delta^{18}\text{O}_A$  despejada de (1):

$$\delta^{18}\text{O}_A = (T^{\circ}\text{C} - 13.2 / -4.89) + \delta^{18}\text{O}_w \quad (2)$$

Dado que la composición isotópica del agua de mar debe ser relativa al valor de salinidad en determinada zona, el  $\delta^{18}\text{O}_w$  (valor isotópico del oxígeno del agua de mar) fue calculado a partir de los valores de salinidad y de la relación de  $\delta^{18}\text{O}$  vs salinidad (S) en la región central del Golfo de California (Fairbanks *et al.* 1997 en Wejnert *et al.* 2010).

$\delta^{18}\text{O}_w$  = Valor isotópico del oxígeno del agua de mar y es igual a

$$\delta^{18}\text{O}_w = C_3 * (S) - C_4 \quad (3)$$

Donde:

$C_3 = 0.260$

$C_4 = 8.773$

Una vez obtenido el perfil isotópico de la columna de agua se relacionó gráficamente éste con el valor promedio del  $\delta^{18}\text{O}$  de los estatolitos y la desviación estándar de machos y hembras, donde al coincidir el valor isotópico promedio con el perfil  $\delta^{18}\text{O}$  representó a la profundidad a la que en mayor frecuencia se encontró el calamar en cada mes; mientras que las desviaciones estándar representaron el intervalo de profundidades máximas y mínimas a las cuales habitó preferentemente el calamar (Wejnert *et al.* 2010).

**Contribución isotópica ( $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ ) de las presas de *D. gigas* a sus valores isotópicos dentro del área de estudio**

Se estimó la contribución isotópica de las presas a *D. gigas* en las categorías de tallas (<50 cm y >50 cm) y sexos que hayan presentado diferencias isotópicas en  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$ , usando el modelo de mezcla bayesiano MixSir (Semmens y Moore, 2008). Este tipo de modelos de mezcla relacionan la media y la desviación estándar de las señales isotópicas de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ , así como el fraccionamiento isotópico ( $1.3 \pm 0.3\text{‰}$  para  $\delta^{13}\text{C}$  y  $3.3 \pm 0.26\text{‰}$  para  $\delta^{15}\text{N}$ ; McCutchan *et al.* 2003) entre las presas (Tabla 1) y *D. gigas* (depredador).

Los resultados del análisis son reportados como la distribución de los porcentajes que van del 0 al 99%, donde los valores mínimos y máximos se utilizan para determinar la importancia de las fuentes de alimentos a la dieta del calamar (Moore y Semmens, 2008; Madigan *et al.* 2012). Posteriormente, para corroborar diferencias significativas entre las contribuciones isotópicas de las presas entre grupos dentro de cada categoría (e.g. machos vs. hembras) se aplicó la prueba de Mann-Whitney.

Tabla I. Presas y sus valores isotópicos de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$

Especie	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>Nyctiphanes simplex</i> <sup>a</sup>	5	-17.7 ± 0.1	12.6 ± 0.1
<i>Benthoosema panamense</i> <sup>b</sup>	3	-16.45 ± 0.2	16.4 ± 0.3
<i>Sardinops sagax</i> <sup>c</sup>	1	-16.4 ± 0.01	19.9 ± 0.01
<i>Opisthonema libertate</i> <sup>d</sup>	2	-17.8 ± 6	19.9 ± 6
<i>Scomber japonicus</i> <sup>c</sup>	1	-16.5 ± 0.01	19.7 ± 0.01
<i>Porichthys mimeticus</i> <sup>d</sup>	1	-17.1 ± 0.01	17.4 ± 0.01

<sup>a</sup> Jaume-Schinkel (2004)

- 
- <sup>b</sup> Ruiz-Cooley *et al.* (2006)  
<sup>c</sup> Ochoa-Díaz (2009)  
<sup>d</sup> Aurióles-Gamboa (2009)

### ***Amplitud y traslapo trófico-espacial de *D. gigas****

Para identificar una posible segregación espacial ( $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ ) entre sexos y grupos modales de *D. gigas* en el área de estudio y determinar si está relacionada con el alimento ( $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ ) o factores abióticos, se determinó la amplitud y el traslapo de los individuos empleando el método SIBER (Stable Isotopes Bayesian Ellipses in R) (Jackson *et al.* 2011) disponible en el paquete SIAR (Stable Isotope Analysis in R; Parnell *et al.* 2010). Este método utiliza medidas basadas en elipses las cuales no son influenciadas por el tamaño de muestra.

El método SIBER parte de estimaciones bayesianas y de una matriz de covarianza para obtener elipses representativas de una serie de datos bivariados. Dependiendo el área y forma de la elipse será la dimensión de la amplitud y el grado de traslapo. Para ambos casos (amplitud y traslapo) valores cercanos a 1 son considerados como una alta amplitud y traslapo (Jackson *et al.* 2011). Además, en el caso de la amplitud de nicho trófico y espacial entre categorías o poblacional, se consideran los criterios de Bearhop *et al.* (2004) y Newsome *et al.* (2007), los cuales mencionan que la amplitud del nicho puede ser medida con el tamaño de la varianza de los datos. Para ello se consideran que valores de varianza menores a 1 corresponden por ejemplo a hábitos especialistas (Jaeger *et al.* 2009).

## RESULTADOS

### Número de organismos y distribución de tallas entre temporadas

Se obtuvieron un total de 157 organismos durante la temporada 2007, colectados de abril a septiembre con excepción de junio y julio. Del total de organismos colectados, se separó una submuestra de 66 ejemplares, los cuales contaban con las dos estructuras (pico y estatolito). En 2009, se obtuvieron un total de 184 organismos, colectados durante el periodo de marzo a octubre, con excepción de septiembre. De estos se separó una submuestra de 153 ejemplares, de los cuales se contó con estatolitos y pico (Tabla II).

Tabla II. Número de organismos para la temporada 2007 y 2009

Año		Meses								Total
		marzo	abril	mayo	junio	julio	agosto	septiembre	octubre	
2007	Total de organismos	0	30	23	17	30	32	25	0	157
	Submuestra	0	28	16	0	0	17	5	0	66
2009	Total de organismos	19	28	32	33	29	17	0	26	184
	Submuestra	19	25	27	25	23	11	0	23	153

Para 2007, el intervalo de tallas fue de 30 a 81 cm de LM con un promedio general de  $55 \pm 13.31$  cm ( $\pm$  DE) (Fig. 7). En machos ( $n = 24$ ), el intervalo de tallas fue de 33 a 81 cm de LM con un promedio de  $60.52 \pm 11.87$  cm ( $\pm$  DE), mientras que las hembras ( $n = 42$ ) presentaron un rango de tallas 30 a 80.3 cm de LM, con un promedio de  $51.37 \pm 13.03$  cm ( $\pm$  DE). Al analizar la distribución de frecuencia de tallas de esta temporada por el método de Bhattacharya se separaron dos grupos modales para hembras uno en 39.69 cm y otro en 62.68 cm de LM. Los machos también se separaron en dos grupos modales, uno 42.50 cm y otro en 72.21 cm de LM. Con base a lo anterior en las comparaciones posteriores de los valores isotópicos, los

organismos se agruparon en <50 cm de LM (tallas medianas) y >50 cm de LM (tallas grandes).

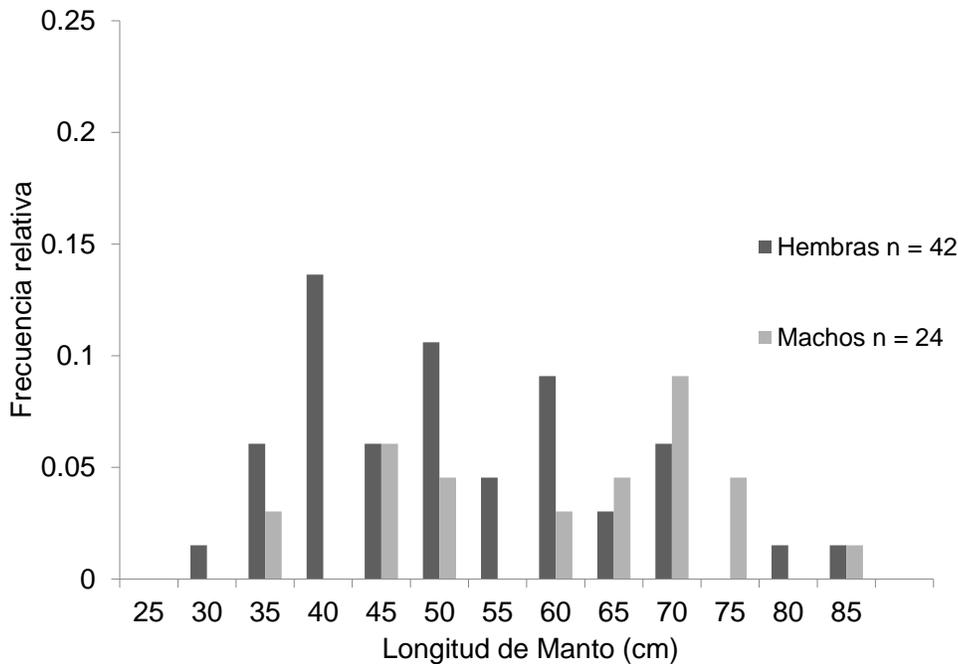


Figura 7. Histograma de frecuencia de longitud de manto (LM), para machos y hembras de *D. gigas* capturados durante los meses de 2007.

En 2009, el intervalo de talla fue de 29 a 82 cm de LM (Fig. 8), con un promedio de  $43.85 \pm 7.59$  cm ( $\pm$  DE). En machos ( $n = 58$ ), fue de 29 a 68 cm de LM, con un promedio de  $43.70 \pm 6.76$  cm ( $\pm$  DE), mientras que en hembras ( $n = 95$ ) fue de 31 a 82 cm de LM con un promedio de  $43.93 \pm 8.0$  cm ( $\pm$  DE). Mediante el método de Bhattacharya se separaron dos grupos modales en hembras, uno dominante de 44.60 cm de LM y el segundo grupo de 56.9 cm de LM. En el caso de machos se detectaron dos grupos uno con moda en 47.50 cm de LM y el segundo con moda en 57 cm de LM. De igual manera que en la temporada 2007, en 2009, se siguió el mismo criterio para hacer grupos de tallas y poder llevar a cabo la comparación (organismos <50 cm de LM y >50 cm de LM).

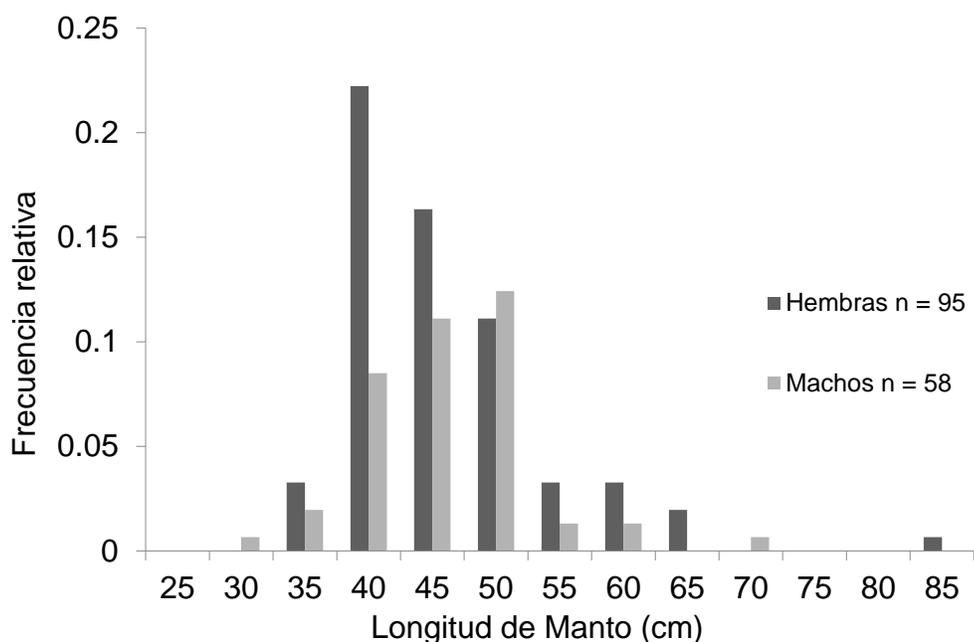


Figura 8. Histograma de frecuencia de tallas (LM), para machos y hembras de *D. gigas* capturados durante los meses de 2009.

### **Temporada 2007**

#### *Valores generales de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en los estatolitos*

El intervalo de  $\delta^{18}\text{O}$  fue de -5.3 a 1.6‰ con un promedio de  $-0.2 \pm 1.5\text{‰}$ , por su parte el intervalo de  $\delta^{13}\text{C}$  fue de -7.4 a -2.7‰ con un promedio  $-4.5 \pm 0.8\text{‰}$  (Fig. 9). Se observó una relación positiva significativa entre ambas razones isotópicas ( $r_s = 0.31$ ,  $p < 0.01$ ).

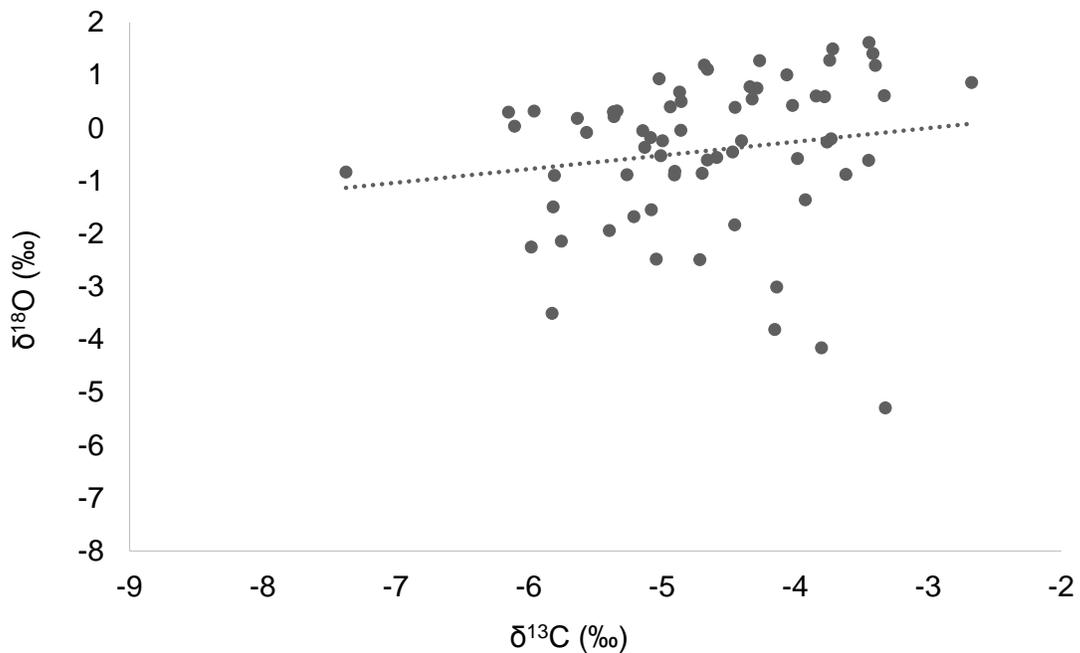


Figura 9. Dispersión de los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en el estatolito del calamar gigante *D. gigas* capturado en Santa Rosalía, Baja California Sur, en la temporada 2007.

*Valores de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  con relación al sexo*

No se encontraron diferencias significativas entre sexos para  $\delta^{18}\text{O}$  ( $U= 400$ ,  $p = 0.54$ ) y  $\delta^{13}\text{C}$  ( $U= 353$ ,  $p = 0.19$ ). Los machos presentaron para  $\delta^{13}\text{C}$  un valor promedio de  $-4.42 \pm 0.73\text{‰}$  y para  $\delta^{18}\text{O}$  de  $-0.56 \pm 1.64\text{‰}$ . Por su parte, las hembras presentaron para  $\delta^{13}\text{C}$  un valor promedio de  $-4.8 \pm 0.92\text{‰}$  y para  $\delta^{18}\text{O}$  de  $-0.4 \pm 1.33\text{‰}$  (Fig. 10).

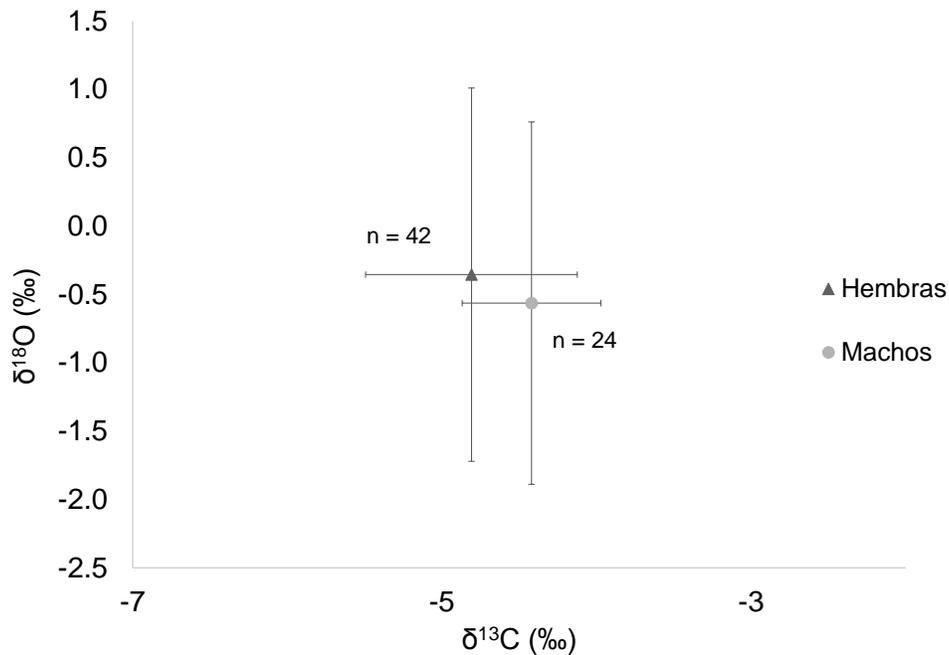


Figura 10. Valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  de los estatolitos de machos (círculo) y hembras (triángulo) de *D. gigas* de la temporada 2007 (las líneas representan  $\pm$  una desviación estándar).

#### Valores de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de grupos modales y con relación a la talla

Se encontraron diferencias entre los grupos de individuos <50 cm y >50 cm de LM en  $\delta^{13}\text{C}$  ( $U= 94$ ,  $p<0.001$ ) y  $\delta^{18}\text{O}$  ( $U= 290$ ,  $p= 0.005$ ) (Fig. 11). En organismos <50 cm (LM) el valor promedio en  $\delta^{13}\text{C}$  fue de  $-5.2 \pm 0.64\text{‰}$  y en  $\delta^{18}\text{O}$  de  $-0.6 \pm 1.11\text{‰}$ , mientras que en organismos >50 cm (LM), el valor promedio para  $\delta^{13}\text{C}$  fue de  $-4.1 \pm 0.75\text{‰}$  y para  $\delta^{18}\text{O}$  de  $-0.3 \pm 1.73\text{‰}$ .

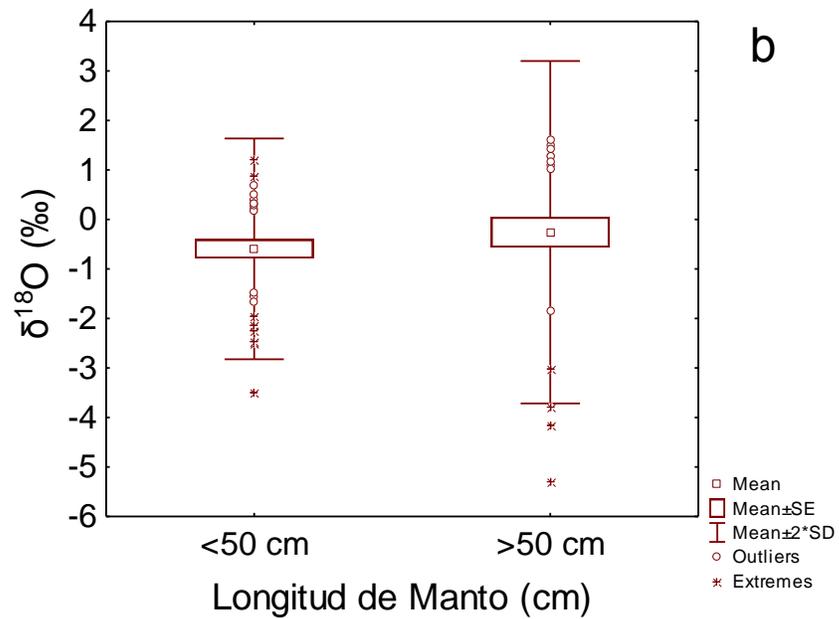
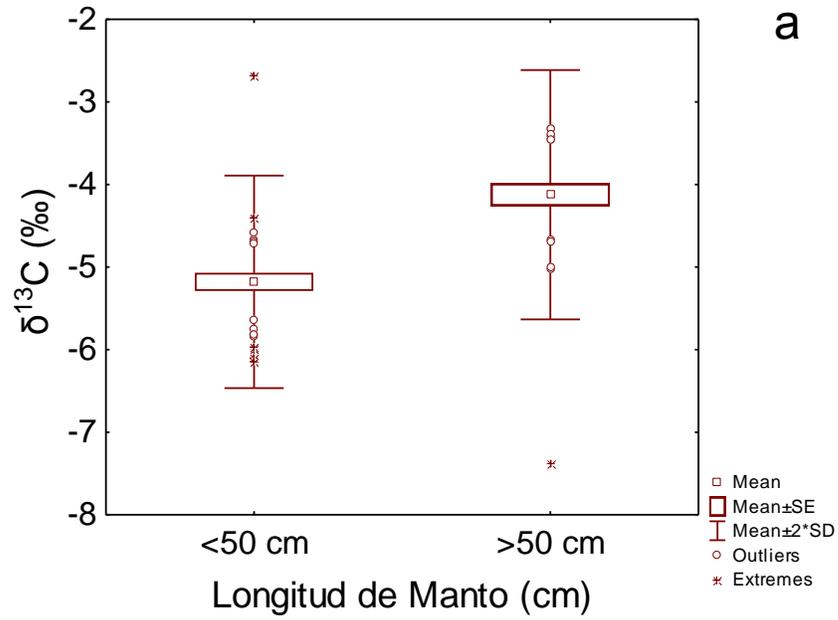


Figura 11. Comparación de los valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$ (a) y  $\delta^{18}\text{O}$  (b) entre organismos <50 y >50 cm de LM de la temporada 2007 (los rectángulos representan valor promedio  $\pm$  error estándar y las líneas valor promedio  $\pm$  dos veces la desviación estándar).

Se detectó una relación positiva significativa entre la talla y  $\delta^{13}\text{C}$  ( $r_s = 0.82$ ,  $p < 0.001$ ; Fig. 12a), así como con  $\delta^{18}\text{O}$  ( $r_s = 0.40$ ,  $p = < 0.001$ ; Fig. 12b).

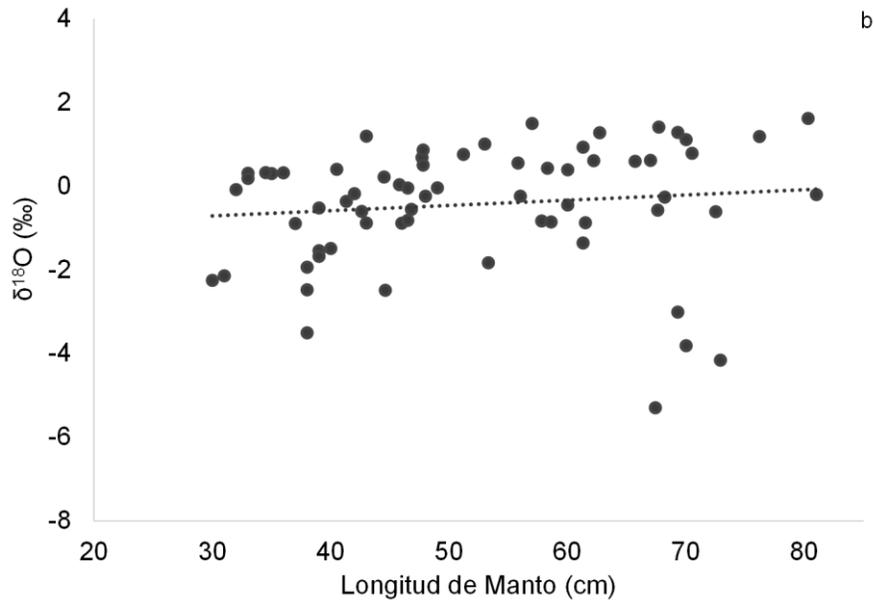


Figura 12. Relación entre la talla (LM) y  $\delta^{13}\text{C}$  (a) y  $\delta^{18}\text{O}$  (b) en individuos de 2007.

### **Temporada 2009**

#### *Valores generales de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en los estatolitos*

El intervalo de  $\delta^{18}\text{O}$  fue de  $-6.87$  a  $0.94\text{‰}$  con un promedio de  $-0.86 \pm 1.42\text{‰}$ , en tanto que el intervalo de  $\delta^{13}\text{C}$  fue de  $-8.91$  a  $-4.15\text{‰}$ , con un promedio de  $-5.55\text{‰} \pm 0.60\text{‰}$  (Fig. 13). No se observó relación entre ambos isótopos ( $r_s = -0.1353$ ,  $p = 0.09$ ).

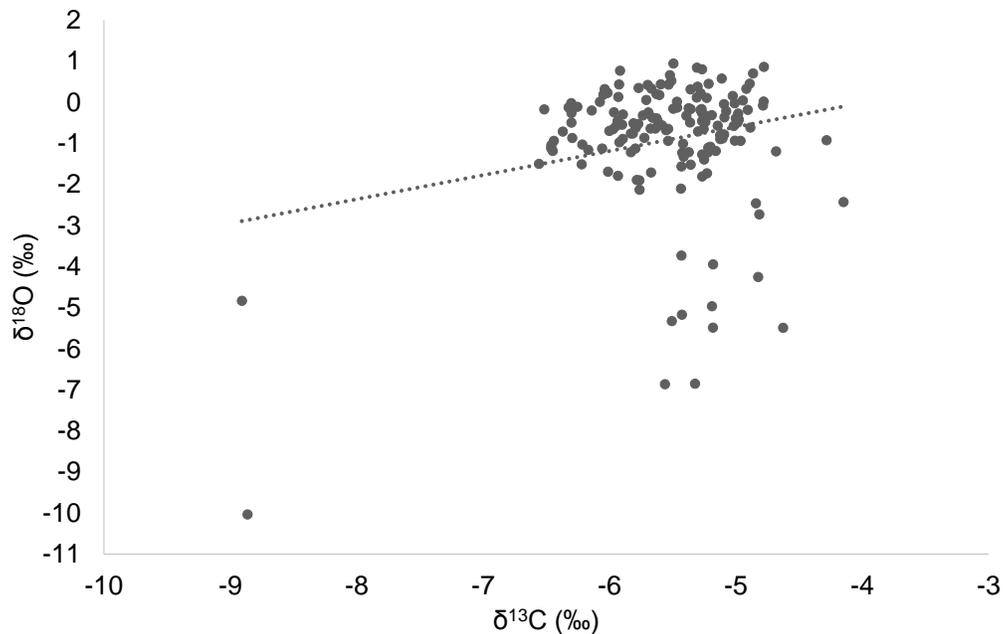


Figura 13. Dispersión de los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en el estatolito del calamar gigante *D. gigas* capturado en Santa Rosalía, Baja California Sur, en la temporada 2009.

#### Valores de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con relación al sexo

Se encontraron diferencias significativas entre sexos para  $\delta^{13}\text{C}$  ( $U= 2178$ ,  $p= 0.03$ ), mientras que para  $\delta^{18}\text{O}$  no se detectaron ( $U= 2588$ ,  $p=0.60$ ). Los machos presentaron valores promedio para  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-5.42 \pm 0.42\text{‰}$  y para  $\delta^{18}\text{O}$  de  $-0.92 \pm 1.45\text{‰}$ . Por su parte, las hembras tuvieron valores promedio para  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-5.59 \pm 0.60\text{‰}$  y para  $\delta^{18}\text{O}$  de  $-0.83 \pm 1.41\text{‰}$  (Fig. 14).

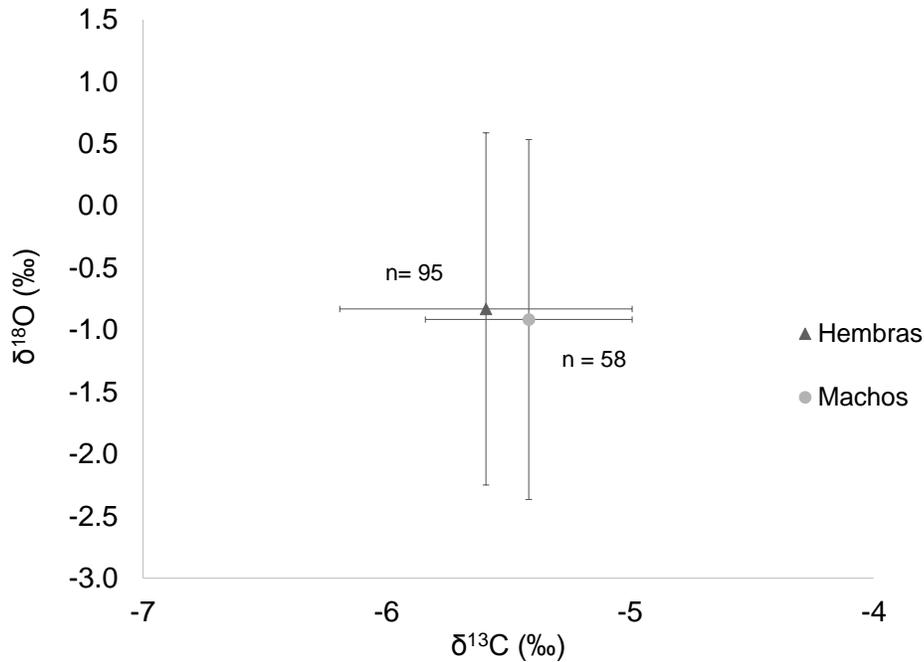


Figura 14. Valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  de los estatolitos de machos (círculo) y hembras (triángulo) de la temporada 2009 (las líneas representan  $\pm$  una desviación estándar).

#### Valores de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de grupos modales y con relación a la talla

No se detectaron diferencias significativas entre los grupos de tallas para  $\delta^{13}\text{C}$  ( $U= 1207$ ,  $p= 0.24$ ) y  $\delta^{18}\text{O}$  ( $U = 1242$ ,  $p = 0.32$ ). En organismos  $<50$  cm (LM), el valor promedio en  $\delta^{13}\text{C}$  fue  $-5.53 \pm 0.48\text{‰}$  y para  $\delta^{18}\text{O}$   $-0.82 \pm 1.40\text{‰}$ . Mientras que en organismos  $>50$  cm (LM) el valor promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  fue  $-5.52 \pm 0.84\text{‰}$  y para  $\delta^{18}\text{O}$   $-1.08 \pm 1.57\text{‰}$  (Fig. 15).



No se detectó relación significativa entre la talla y los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  ( $r_s= 0.13$ ,  $p= 0.09$ ; Fig. 16a) y  $\delta^{18}\text{O}$  ( $r_s= 0.10$ ,  $p= 0.20$ ; Fig. 16b).

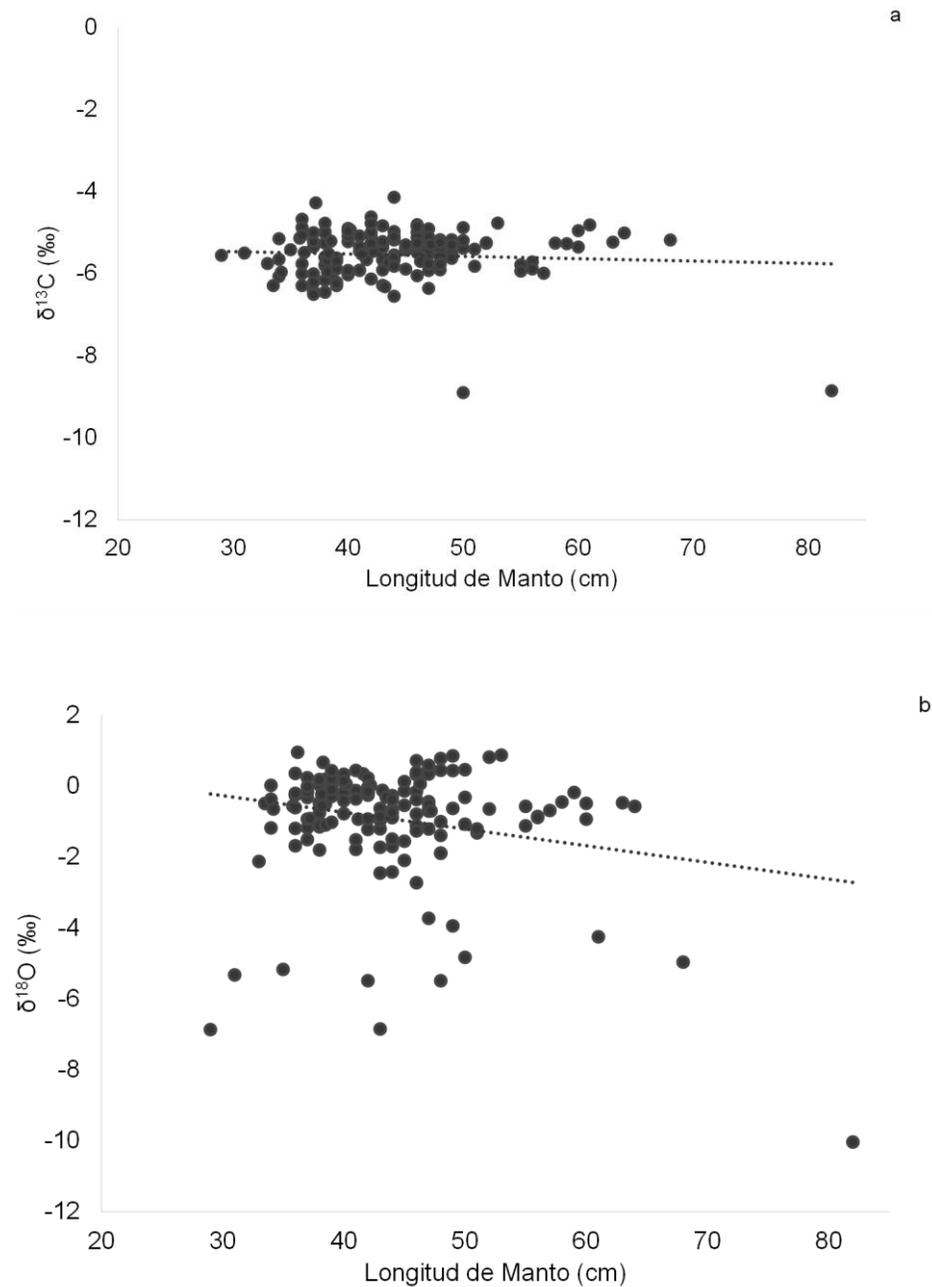


Figura 16. Relación entre la talla (LM),  $\delta^{13}\text{C}$  (a) y  $\delta^{18}\text{O}$  (b) en individuos de 2009.

### Variación del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ entre la temporada 2007 y 2009

Se detectaron diferencias significativas entre temporadas en ambos isótopos ( $\delta^{18}\text{O}$ :  $U = 4650$ ,  $p = 0.004$ ;  $\delta^{13}\text{C}$ :  $U = 2286$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig. 17), donde los organismos de 2007 presentaron un valor promedio de  $-4.7 \pm 0.8\text{‰}$  en  $\delta^{13}\text{C}$  y de  $-0.4 \pm 1.4\text{‰}$  en  $\delta^{18}\text{O}$ , mientras que en 2009 los organismos presentaron un valor promedio de  $-5.5 \pm 0.5\text{‰}$  en  $\delta^{13}\text{C}$  y  $-0.86 \pm 1.4\text{‰}$  en  $\delta^{18}\text{O}$ .

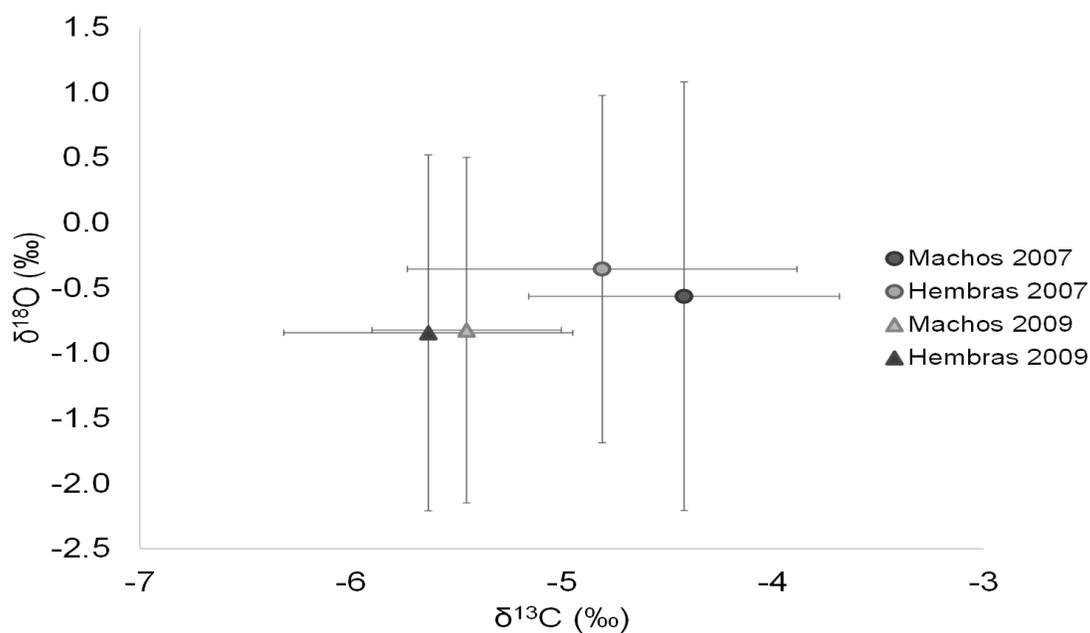


Figura 17. Promedios de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en machos y hembras pertenecientes a la temporada de pesca 2007 y 2008 (las líneas representan  $\pm$  una desviación estándar).

## Perfiles de $\delta^{18}\text{O}$ en el agua de mar y su relación el $\delta^{18}\text{O}$ en el estatolito de *Dosidicus gigas*

### Temporada 2007

En esta temporada se observó que el promedio mensual en *D. gigas* para hembras y machos coincidió con algún punto del perfil isotópico correspondiente a cada mes (Fig. 18), lo cual indica que la estructura analizada (estatolito) se formó en equilibrio isotópico con las características (temperatura y salinidad) del área de estudio.

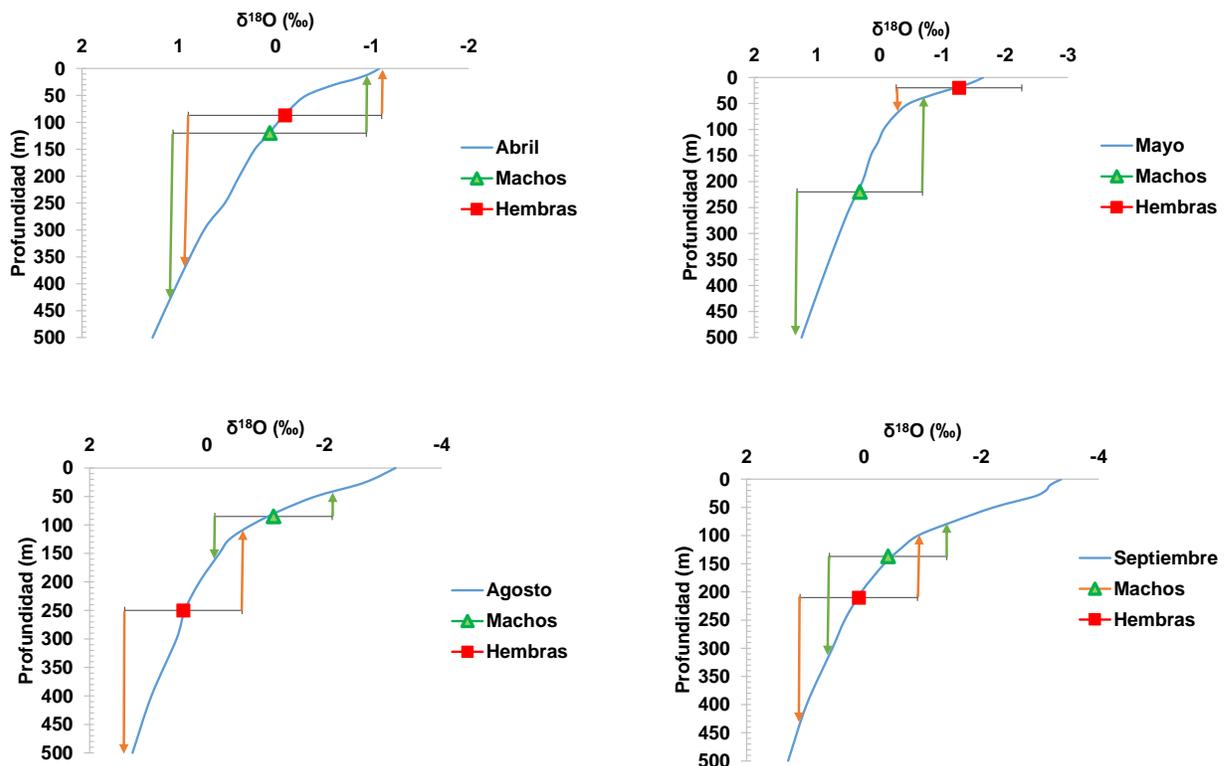


Figura 18. Distribución vertical de machos y hembras de *D. gigas* durante los meses de la temporada 2007 de acuerdo a la relación entre el  $\delta^{18}\text{O}$  del estatolito (promedio  $\pm$  desviación estándar) y el valor isotópico de la aragonita en la columna de agua (línea de color azul).

En general, durante el 2007 los individuos presentaron una distribución promedio a 250 m de profundidad en la columna de agua. Los machos presentaron una distribución a mayores profundidades al inicio de la temporada de pesca durante los meses de abril, a 120 m ( $\delta^{18}\text{O} = 0.06\text{‰}$ ) y 220 m en mayo ( $\delta^{18}\text{O} = 0.32\text{‰}$ ), con máximos de 430 m ( $\delta^{18}\text{O} = 1.02\text{‰}$ ) y 500 m ( $\delta^{18}\text{O} = 1.24\text{‰}$ ) en cada mes respectivamente. Posteriormente, conforme transcurrió la temporada de pesca la distribución fue menos profunda ( $\delta^{18}\text{O} = 0.53$  a  $-0.20\text{‰} = 310 - 160\text{m}$ ).

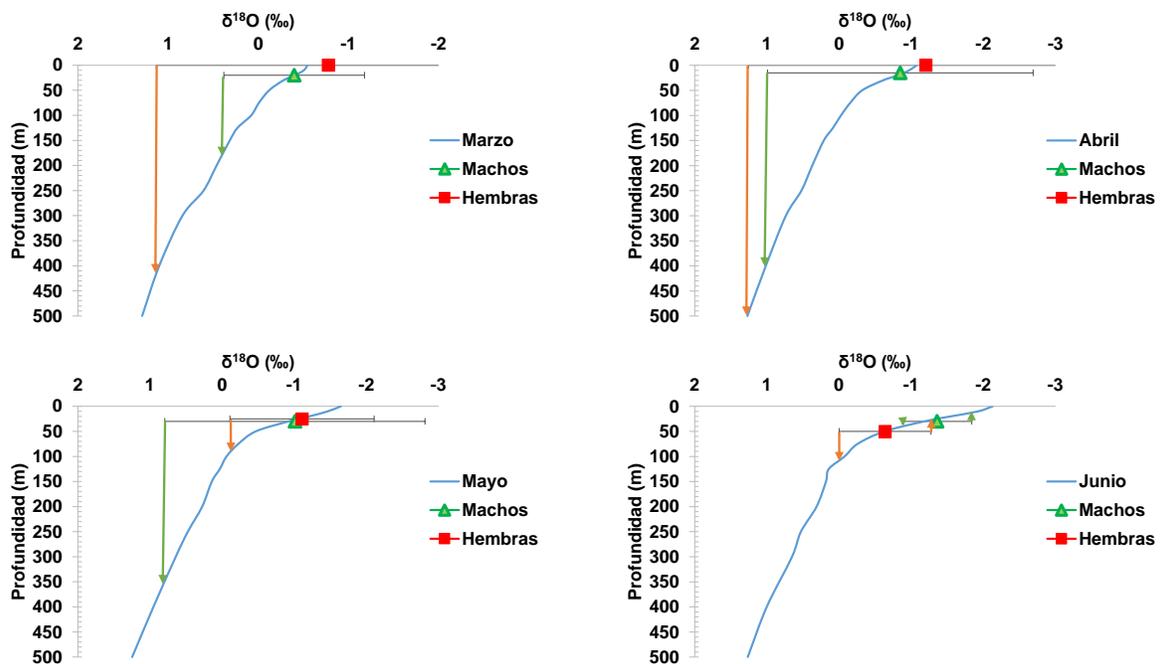
En el caso de las hembras estas se distribuyeron en promedio dentro de los primeros 100 metros de la columna de agua en abril ( $\delta^{18}\text{O} = -0.10\text{‰} \approx 100$  m) y mayo ( $\delta^{18}\text{O} = -1.26\text{‰} \approx 30$  m) alcanzando profundidades máximas de 360 y 65 m en cada mes respectivamente. Posteriormente se distribuyen a mayor profundidad en agosto ( $\delta^{18}\text{O} = 0.40\text{‰} = 250$  m) y septiembre ( $\delta^{18}\text{O} = 0.09\text{‰} = 210$  m), alcanzando profundidades máximas de 500 m ( $\delta^{18}\text{O} = > 1.27\text{‰}$ ) y 430 m ( $\delta^{18}\text{O} = 0.97\text{‰}$ ) (Tabla III).

Tabla III. Intervalo mensual de profundidad a la cual habitó *D. gigas* estimado con respecto a la relación del promedio y desviación estándar del  $\delta^{18}\text{O}$  en el estatolito y el perfil isotópico del  $\delta^{18}\text{O}$  de la aragonita en la columna de agua durante la temporada 2007.

Mes de captura	Sexo	Profundidad (metros)		Valor de $\delta^{18}\text{O}$ en el agua de mar	Valor de $\delta^{18}\text{O}$ en <i>D. gigas</i>
Abril	Hembras	máxima	360	0.87	$-0.10 \pm 0.94\text{‰}$
		mínima	0	-1.07	
	Machos	máxima	430	1.02	$0.06 \pm 0.84\text{‰}$
		mínima	20	-0.81	
Mayo	Hembras	máxima	65	-0.34	$-1.26 \pm 0.84\text{‰}$
		mínima	0	-1.64	
	Machos	máxima	>500	>1.24	$0.32 \pm 0.01\text{‰}$
		mínima	40	-0.69	
Agosto	Hembras	máxima	>500	>1.27	$0.40 \pm 1.46\text{‰}$
		mínima	110	-0.75	
	Machos	máxima	160	-0.20	$-1.13 \pm 2.09\text{‰}$
		mínima	50	-1.84	
Septiembre	Hembras	máxima	430	0.97	$0.09 \pm 1.25\text{‰}$
		mínima	100	-0.92	
	Machos	máxima	310	0.53	$-0.41 \pm 1.75\text{‰}$
		mínima	80	-1.86	

## Temporada 2009

En esta temporada se observó que el promedio mensual de  $\delta^{18}\text{O}$  en *D. gigas* para hembras y machos coincidió con algún punto del perfil isotópico correspondiente a cada mes de la temporada (Fig.19) a excepción de marzo y abril, lo cual indica que el resto de la temporada el estatolito se formó en equilibrio isotópico con las características de temperatura y salinidad del medio.



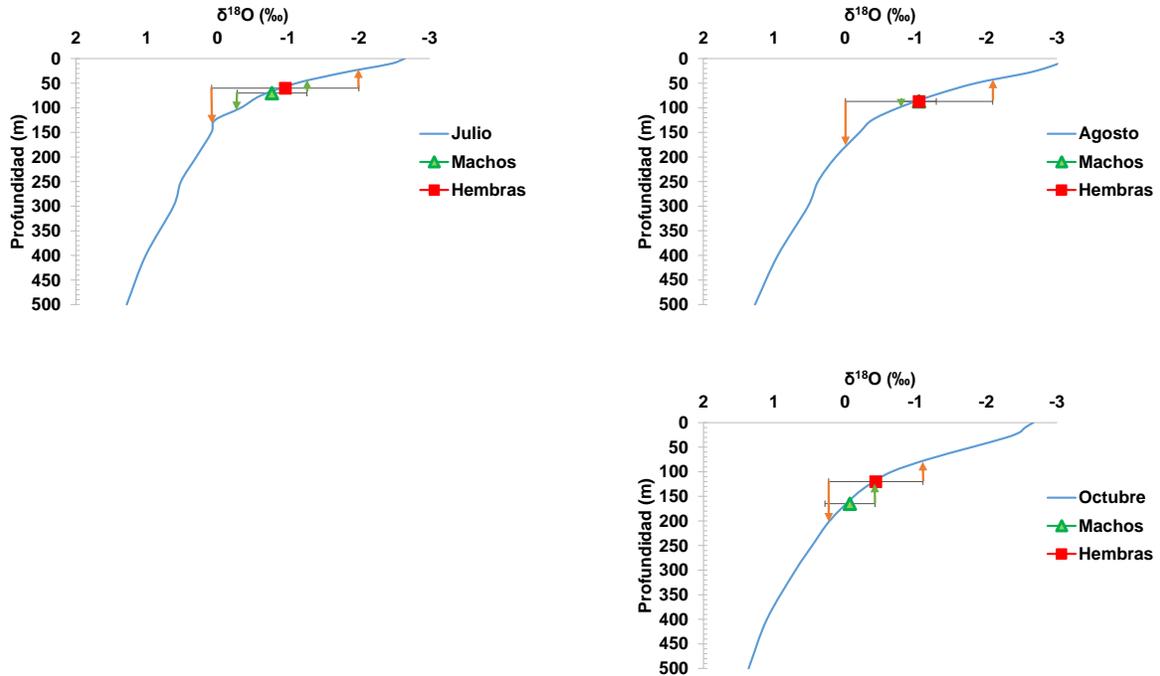


Figura 19. Distribución vertical de machos y hembras de *D. gigas* durante los meses de la temporada 2009 de acuerdo a la relación entre el  $\delta^{18}\text{O}$  del estatolito (promedio  $\pm$  desviación estándar) y el valor isotópico de la aragonita en la columna de agua (línea de color azul).

En general, los individuos capturados durante 2009 presentaron una distribución promedio a los 160 metros de profundidad en la columna de agua. Los machos se distribuyen en promedio dentro de los primeros 50 m durante el primer cuatrimestre de la temporada, alcanzando profundidades máximas de 350 m ( $\delta^{18}\text{O} = 0.79\text{‰}$ ) en el mes de mayo. Al transcurrir la temporada se distribuyen en promedio a 90 m ( $\delta^{18}\text{O} = -0.7$  a  $-1.1 \text{‰}$ ) en julio y agosto, llegando a 160 m de profundidad en octubre ( $\delta^{18}\text{O} = -0.07 \text{‰}$ ).

Por su parte, las hembras se distribuyeron también alrededor de los 50 m de profundidad en los primeros meses de la temporada, alcanzando profundidades máximas de 500 m ( $\delta^{18}\text{O} = 1.27\text{‰}$ ) aproximadamente en el mes de abril. Con el transcurso de la temporada se distribuyeron en promedio de 60 a 120 m ( $\delta^{18}\text{O} = -0.96$  a  $-0.43\text{‰}$ ) de julio a octubre (Tabla IV).

Tabla IV. Intervalo mensual de profundidad a la cual habitó *D. gigas* estimado con respecto a la relación del promedio y desviación estándar del  $\delta^{18}\text{O}$  en el estatolito y el perfil isotópico del  $\delta^{18}\text{O}$  de la aragonita en la columna de agua durante la temporada 2009.

Mes de captura	Sexo	Profundidad (metros)		Valor de $\delta^{18}\text{O}$ en agua de mar	Valor de $\delta^{18}\text{O}$ en <i>D. gigas</i>
Marzo	Hembras	máxima	410	1.09‰	$-0.78 \pm 1.90\text{‰}$
		mínima	0	-0.54‰	
	Machos	máxima	180	0.38‰	$-0.4 \pm 0.77\text{‰}$
		mínima	0	-0.54‰	
Abril	Hembras	máxima	500	1.27‰	$-1.2 \pm 2.45\text{‰}$
		mínima	0	-1.07‰	
	Machos	máxima	390	1.01‰	$-0.85 \pm 1.84\text{‰}$
		mínima	0	-1.07‰	
Mayo	Hembras	máxima	90	-0.14‰	$-1.11 \pm 1.63\text{‰}$
		mínima	0	-1.64‰	
	Machos	máxima	350	0.79‰	$-1.01 \pm 1.80\text{‰}$
		mínima	0	-1.64‰	
Junio	Hembras	máxima	110	0.07‰	$-0.64 \pm 0.63\text{‰}$
		mínima	30	-1.18‰	
	Machos	máxima	40	-0.9‰	$-1.36 \pm 0.48\text{‰}$
		mínima	20	-1.55‰	
Julio	Hembras	máxima	130	0.34‰	$-0.96 \pm 1.04\text{‰}$
		mínima	30	-1.72‰	
	Machos	máxima	110	-0.33‰	$-0.77 \pm 0.49\text{‰}$
		mínima	45	-1.11‰	
Agosto	Hembras	máxima	175	-0.035‰	$-1.05 \pm 0.87\text{‰}$
		mínima	50	-1.84‰	
	Machos	máxima	100	-0.75‰	$-1.05 \pm 0.24\text{‰}$
		mínima	80	-0.99‰	
Octubre	Hembras	máxima	200	0.21‰	$-0.43 \pm 0.66\text{‰}$
		mínima	85	-0.90‰	
	Machos	máxima	210	0.21‰	$-0.07 \pm 0.35\text{‰}$
		mínima	120	-0.5‰	

## Valores generales de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en los picos

### Temporada 2007

El intervalo de  $\delta^{15}\text{N}$  fue de 8.9 a 14.8 ‰ con un promedio de  $12.05 \pm 1.42$ ‰, por su parte el intervalo de  $\delta^{13}\text{C}$  fue de -18.7 a -15.8‰, con un promedio de  $-17.06 \pm 0.55$ ‰ (Fig. 20). Se observó una relación positiva significativa entre ambas razones isotópicas ( $r_s = 0.63$ ,  $p < 0.001$ ).

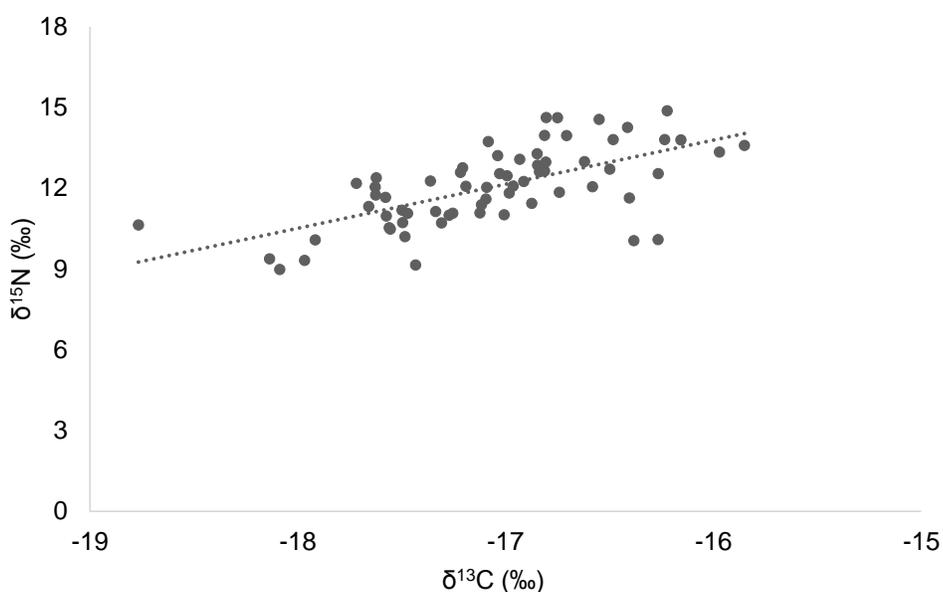


Figura 20. Dispersión de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en el pico del calamar gigante *D. gigas* capturado en Santa Rosalía, Baja California Sur, en la temporada 2007

### Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con relación al sexo

No se encontraron diferencias significativas entre sexos para  $\delta^{15}\text{N}$  ( $U=440$ ,  $p=0.39$ ) y  $\delta^{13}\text{C}$  ( $U=492$ ,  $p=0.87$ ). Los machos presentaron para  $\delta^{15}\text{N}$  un promedio de  $12.2 \pm 1.57$ ‰ y en  $\delta^{13}\text{C}$   $-17.12 \pm 0.63$ ‰. Por su parte las hembras presentaron para  $\delta^{15}\text{N}$  un promedio de  $11.94 \pm 1.34$ ‰ y para  $\delta^{13}\text{C}$   $-17.03 \pm 0.52$ ‰ (Fig. 21).

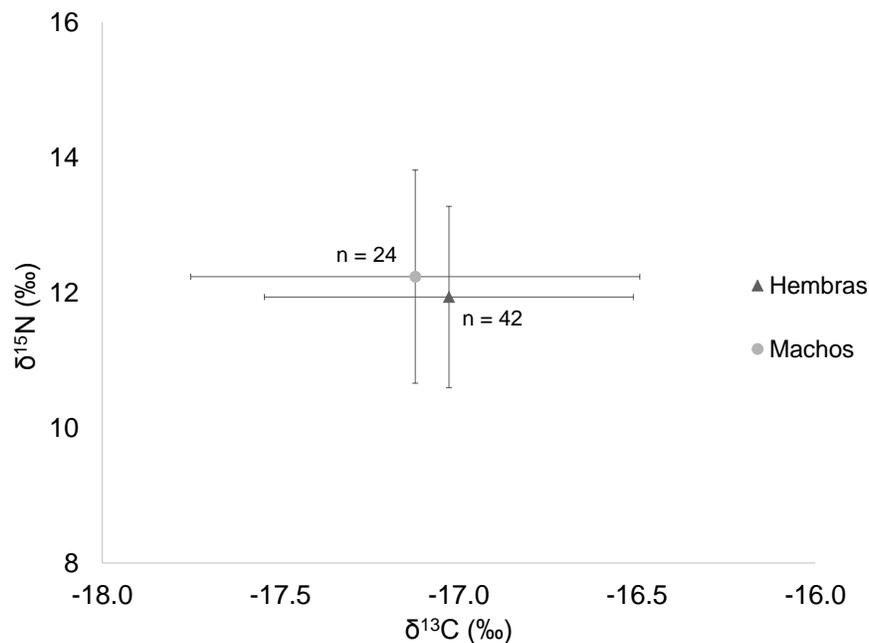


Figura 21. Valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en picos de machos (círculo) y hembras (triángulo) de la temporada 2007 (las líneas representan  $\pm$  una desviación estándar).

#### Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con relación a la talla

Se detectaron diferencias significativas para  $\delta^{15}\text{N}$  ( $U= 199$ ,  $p<0.001$ ) y en  $\delta^{13}\text{C}$  ( $U= 139$ ,  $p<0.001$ ) (Fig. 22). En organismos  $<50$  cm (LM) el valor promedio en  $\delta^{15}\text{N}$  fue de  $11.31 \pm 1.06\text{‰}$  y en  $\delta^{13}\text{C}$   $-17.36 \pm 0.38\text{‰}$ . Mientras que en organismos  $>50$  cm (LM) el valor promedio en  $\delta^{15}\text{N}$  fue de  $12.83 \pm 1.35\text{‰}$  y para  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-16.74 \pm 0.53\text{‰}$ .

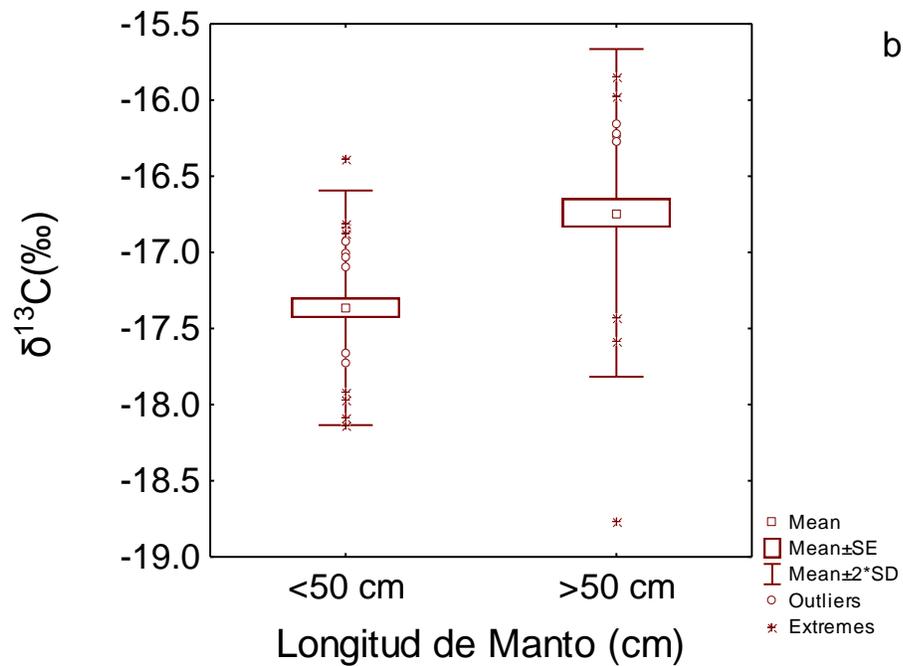
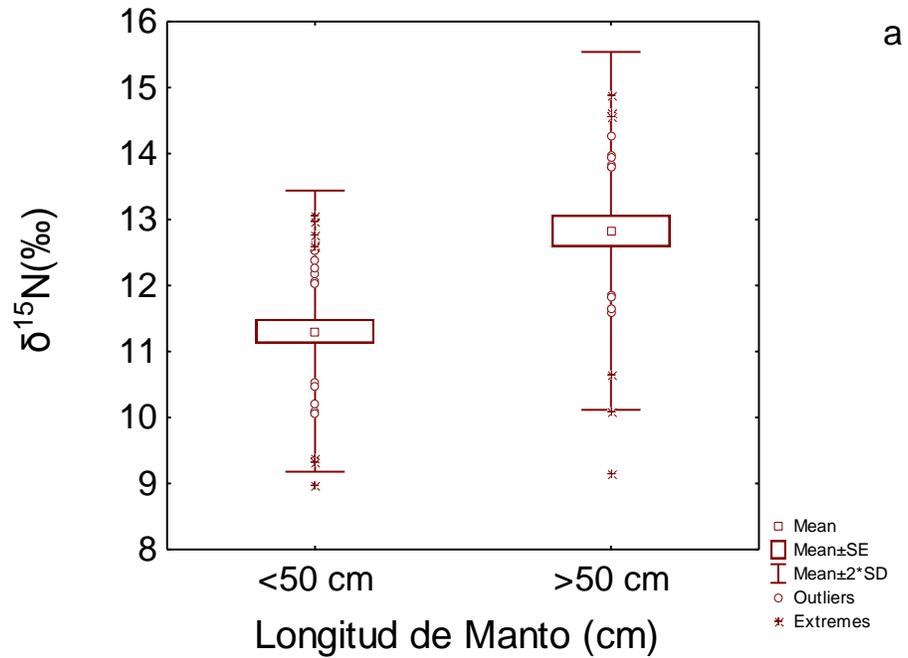


Figura 22. Comparación de los valores promedio de a)  $\delta^{15}\text{N}$  y b)  $\delta^{13}\text{C}$  entre organismos <50 y >50 cm de LM de la temporada 2007 (los rectángulos representan valor promedio  $\pm$  error estándar y las líneas valor promedio  $\pm$  dos veces la desviación estándar).

Se observó una relación positiva significativa entre  $\delta^{15}\text{N}$  ( $r_s = 0.51$ ,  $p < 0.01$ ) (Fig. 22a) y  $\delta^{13}\text{C}$  ( $r_s = 0.53$ ,  $p < 0.01$ ) (Fig. 22b) con respecto a la longitud de manto de los individuos.

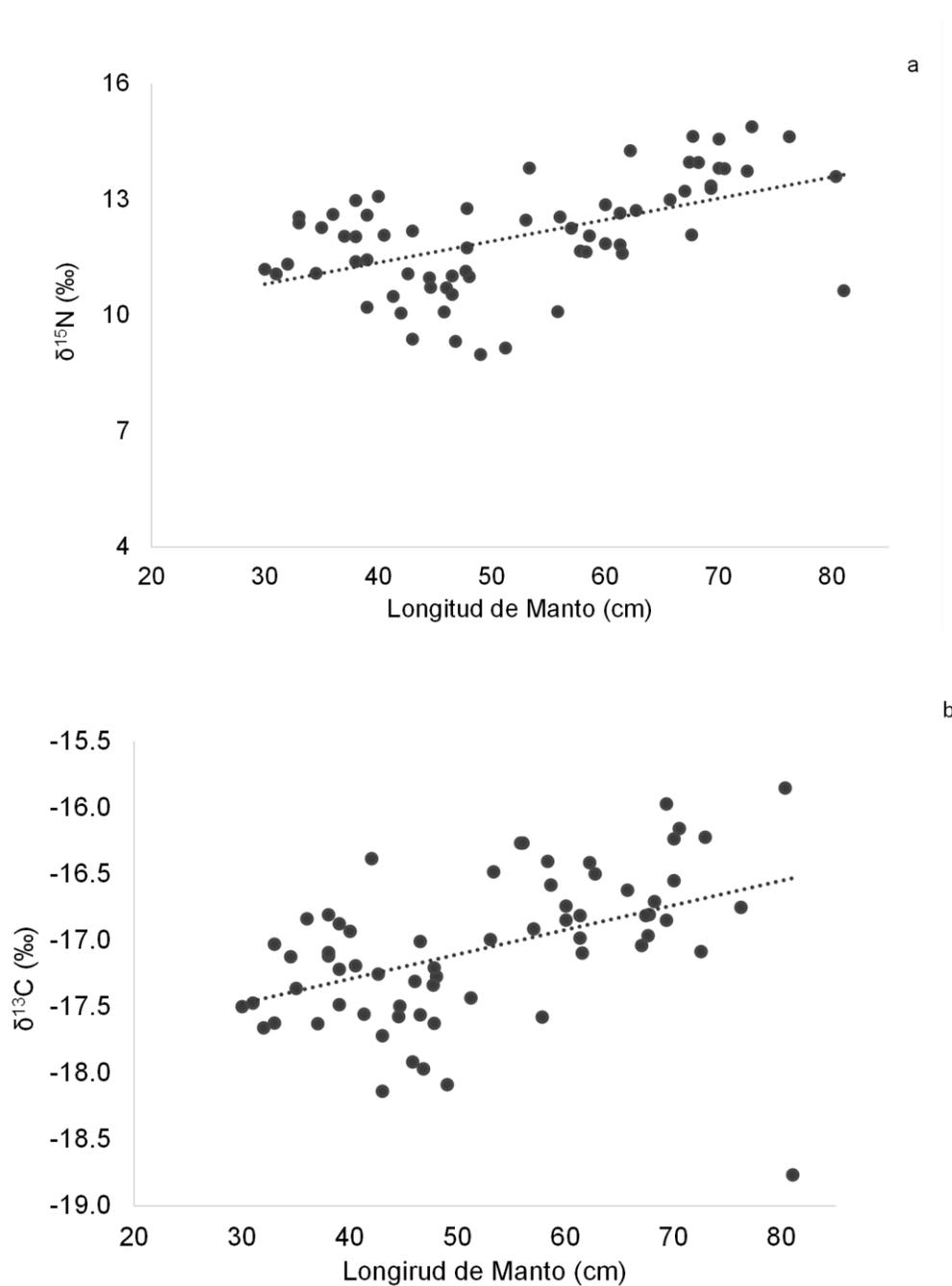


Figura 22. Relación entre la longitud de manto (LM) de los individuos de 2007 y los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  (a) y los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (b).

### Temporada 2009

El intervalo de  $\delta^{15}\text{N}$  fue de 9.21 a 17.72‰, con un promedio de  $13.25 \pm 1.78$ ‰, por su parte el intervalo de  $\delta^{13}\text{C}$  fue de -18.64 a -15.94‰, con un promedio de  $-17.33 \pm 0.60$ ‰ (Fig. 23). Se observó una relación positiva significativa entre ambas razones isotópicas ( $r_s = 0.48$ ,  $p < 0.001$ ).

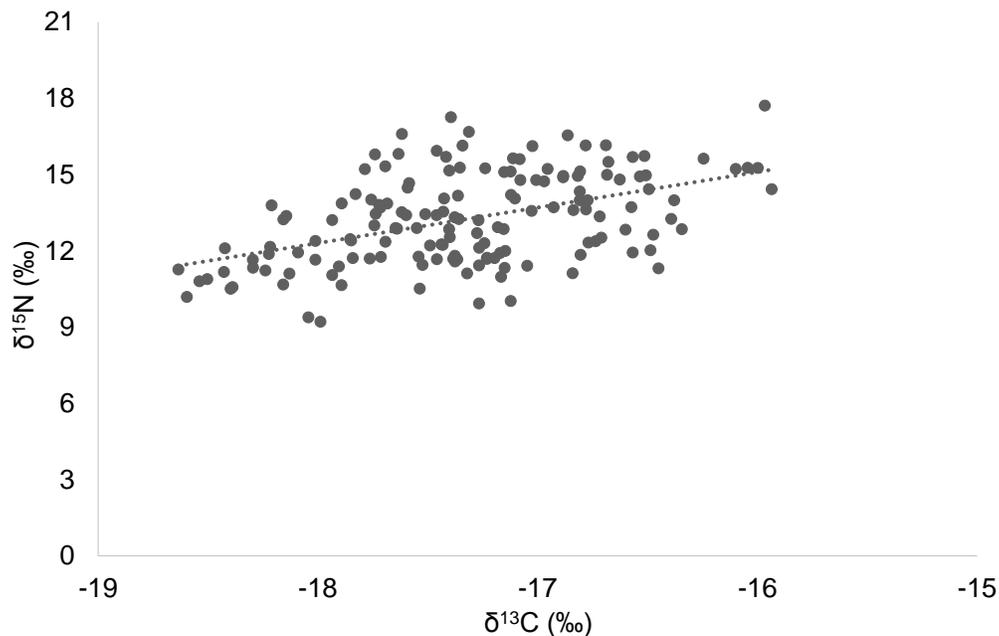


Figura 23. Dispersión observada de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en el pico del calamar gigante *D. gigas* capturado en Santa Rosalía, Baja California Sur, en la temporada 2009.

### Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con relación al sexo

Se encontraron diferencias significativas entre sexos para  $\delta^{15}\text{N}$  ( $U = 1493$ ,  $p < 0.001$ ) y  $\delta^{13}\text{C}$  ( $U = 1937$ ,  $p = 0.002$ ) (Fig. 24). Los machos presentaron valores promedio para  $\delta^{15}\text{N}$  de  $12.36 \pm 1.60$ ‰ y para  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-17.53 \pm 0.60$ ‰. Por su parte las hembras tuvieron valores promedio para  $\delta^{15}\text{N}$  de  $13.79 \pm 1.67$ ‰ y para  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-17.20 \pm 0.56$ ‰.

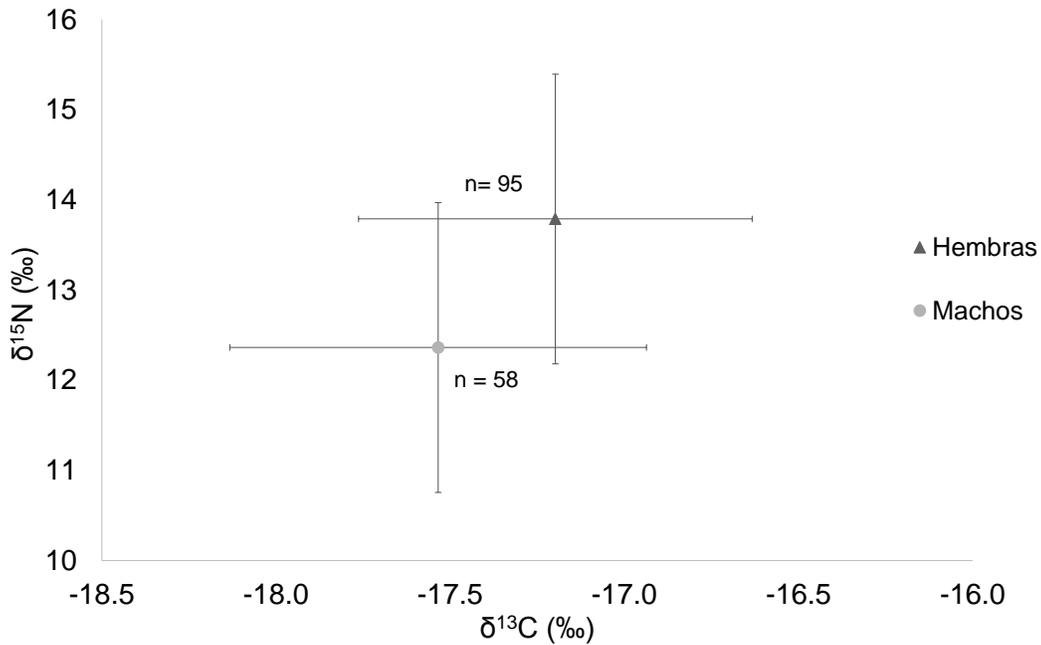


Figura 24. Valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en picos de machos (círculo) y hembras (triángulo) *D. gigas* de la temporada 2009 (las líneas representan  $\pm$  una desviación estándar).

#### Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ con relación a la talla

Se detectaron diferencias significativas entre los grupos de talla para  $\delta^{15}\text{N}$  ( $U= 972$ ,  $p= 0.007$ ) y  $\delta^{13}\text{C}$  ( $U= 864$ ,  $p= 0.001$ ) (Fig. 25 a y b). En organismos  $<50$  cm (LM) el valor promedio para  $\delta^{15}\text{N}$  fue de  $13.08 \pm 1.76\text{‰}$  y para  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-17.39 \pm 0.57\text{‰}$ . Mientras que en organismos  $>50$  cm (LM) el valor promedio para  $\delta^{15}\text{N}$  fue de  $14.18 \pm 1.64\text{‰}$  y para  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-16.94 \pm 0.60 \text{‰}$ .

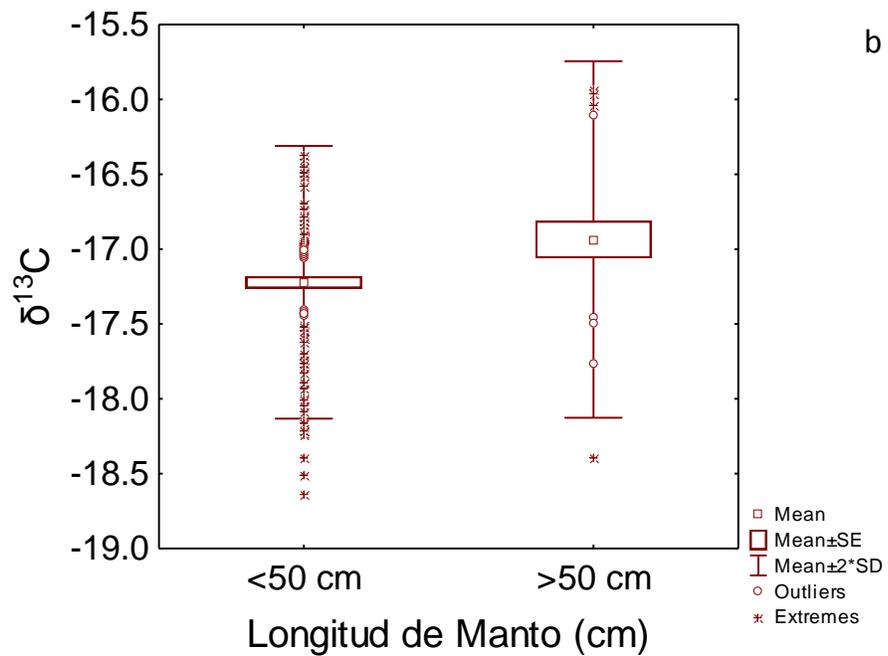
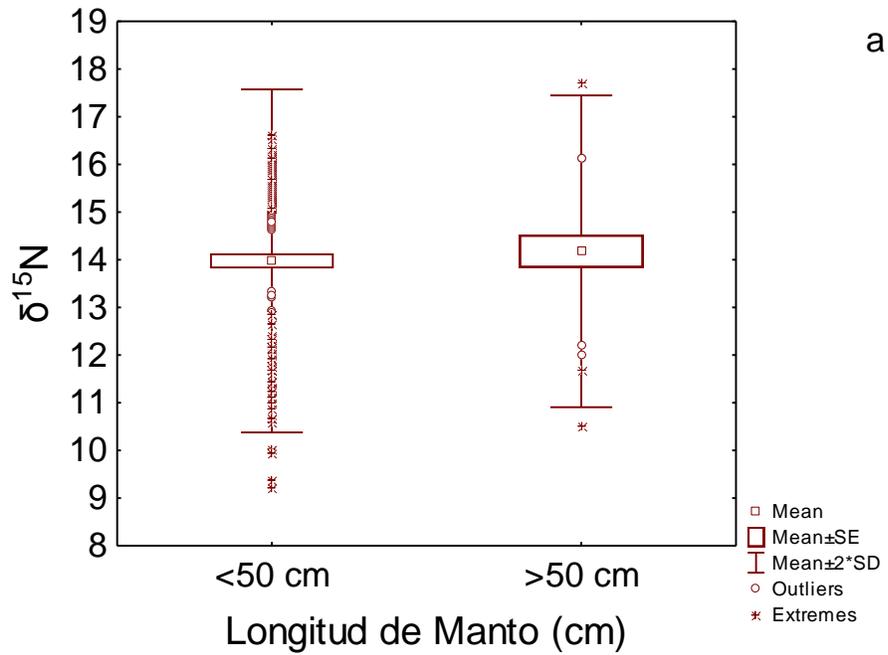


Figura 25. Comparación de los valores promedio de  $\delta^{15}\text{N}$  (a) y  $\delta^{13}\text{C}$  (b) entre organismos <50 y >50 cm de LM de la temporada 2009 (los rectángulos representan valor promedio  $\pm$  error estándar y las líneas valor promedio  $\pm$  dos veces la desviación estándar).

Se detectó una relación positiva significativa entre la talla y  $\delta^{15}\text{N}$  ( $r_s = 0.24$ ,  $p = 0.002$ ) (Fig. 26a), mientras que para  $\delta^{13}\text{C}$  ( $r_s = 0.14$ ,  $p < 0.01$ ) (Fig. 26b) no se detectó.

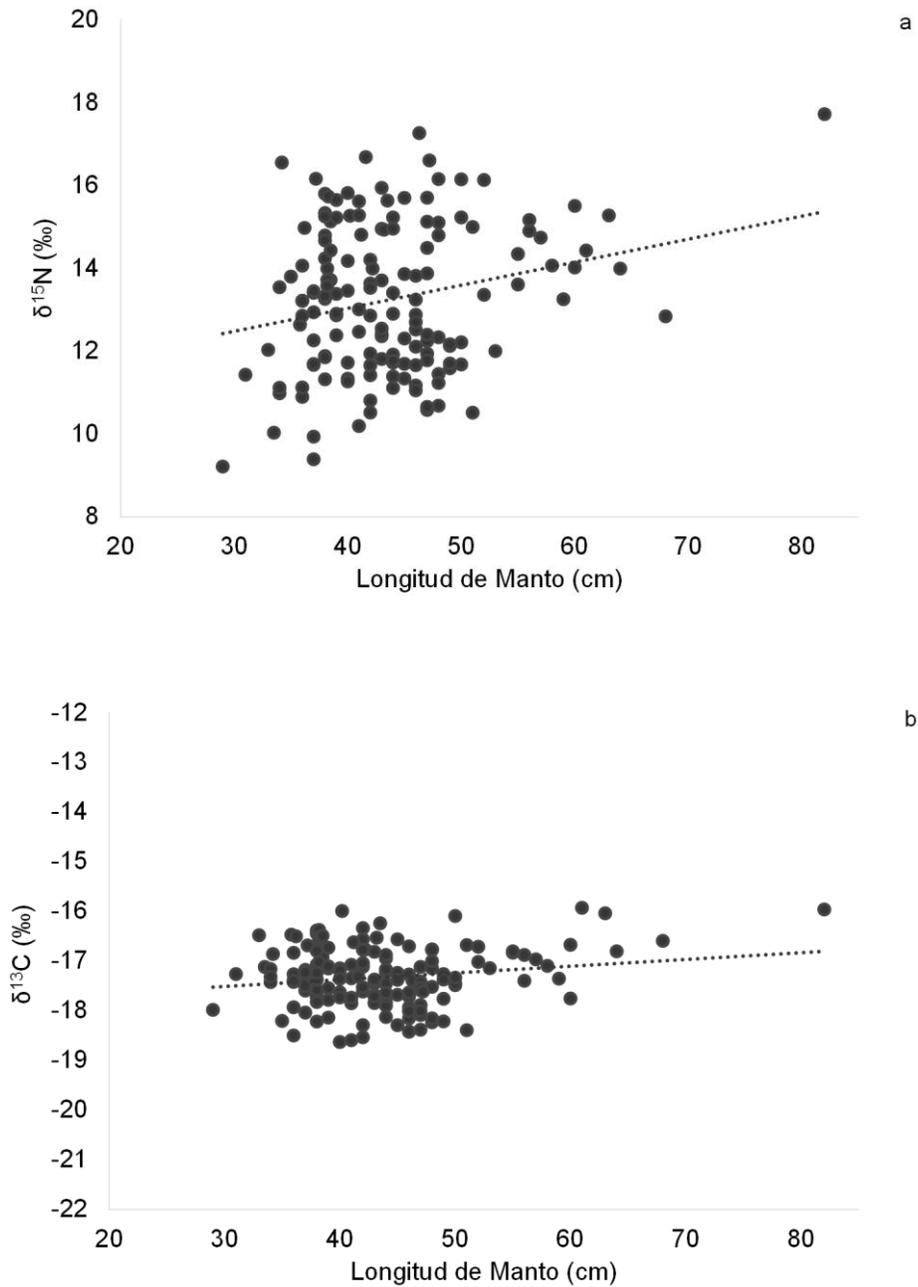


Figura 26. Relación entre la talla (LM),  $\delta^{15}\text{N}$  (a) y  $\delta^{13}\text{C}$  (b) en individuos de 2009.

### Variación del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre la temporada 2007 y 2009

Se detectaron diferencias significativas entre temporadas en ambos isótopos ( $\delta^{15}\text{N}$ : U = 3155,  $p < 0.001$ ;  $\delta^{13}\text{C}$ : U = 3757,  $p = 0.002$ ) (Fig. 27). Los organismos de 2007 presentaron un valor promedio en  $\delta^{15}\text{N}$  de  $12.05 \pm 1.42\text{‰}$  y en  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-17.06 \pm 0.55\text{‰}$ , mientras que los organismos de 2009 presentaron un valor promedio en  $\delta^{15}\text{N}$  de  $13.25 \pm 1.78\text{‰}$  y en  $\delta^{13}\text{C}$  de  $-17.33 \pm 0.60\text{‰}$ .

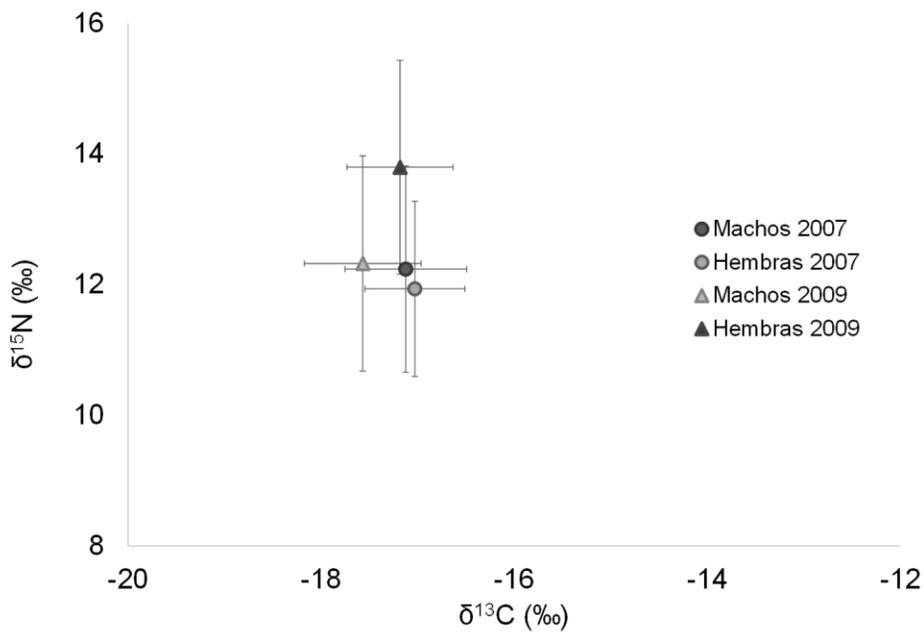


Figura 27. Promedios de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en machos y hembras pertenecientes a la temporada de pesca 2007 y 2009 (las líneas representan  $\pm$  una desviación estándar).

## **Amplitud y traslapo de nicho espacial y trófico**

El traslapo espacial fue distinto para sexos y grupos de talla (Tabla V y Fig. 28) en ambas temporadas. Entre sexos, el traslapo de nicho espacial fue alto en ambos años (valores  $>1$ ). En cuanto a la amplitud de nicho, en 2007 el valor de varianza mayor a uno indicó hábitos generalistas para ambos sexos, mientras que en 2009 un valor menor a uno indica un uso específico de la columna de agua (Figura 28 a y b). Por su parte, en la categoría de tallas el traslapo espacial de nicho es bajo en 2007 (0.44) y muy alto en 2009 la presentar un valor superior a 1 (1.97) (Tabla V y Fig.28 c y d). En cuanto a la amplitud de nicho espacial de estos grupos de talla, el valor de varianza fue igual y superior a 1 en cada una de las temporadas respectivamente (2007 = 0.99 y 2009 = 1.97) indicando un uso generalista del hábitat, dónde los individuos  $>50$  cm presentaron áreas de elipse mayores a las de los individuos  $<50$  cm.

El traslapo trófico fue similar entre sexos (Tabla VI y Fig. 29 a y b) y grupos de talla ( $<50$  cm y  $>50$  cm) (Tabla VI y Fig. 29 c y d) en ambas temporadas, siendo mayor en la categoría de sexos al presentar valores superiores a 1. En el caso de la amplitud de nicho trófico, machos y hembras presentaron valores de varianza menores a 1 (Tabla VI) lo cual indicaría que su nicho trófico fue reducido y presentaron hábitos especialistas (Fig. 29 a y b). Por su parte, en la categoría de tallas, la varianza indicó que los organismos de ambos grupos modales ( $<50$  y  $>50$  cm de LM) capturados en 2007 presentaron hábitos generalistas (varianza = 0.97), mientras que organismos de 2009 tuvieron hábitos especialistas (varianza = 0.46) (Fig. 29 c y d).

Tabla V. Área de las elipses y valor de traslapeo de nicho espacial correspondiente a las categorías de sexos y grupos modales en función de los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$

Año	Categoría	Área del elipse	Área corregida de la elipse	Varianza	Valor de traslapeo
2007	Machos	3.46	3.62	1.79	2.09
	Hembras	3.34	3.42		
2009	Machos	1.75	1.79	0.40	1.79
	Hembras	3.60	3.64		
2007	<50 cm	2.15	2.27	0.99	0.44
	>50 cm	4.17	4.31		
2009	<50 cm	2.11	2.12	1.97	1.97
	>50 cm	5.67	5.94		

Tabla VI. Área de las elipses y valor de traslapeo de nicho trófico correspondientes a las categorías de sexos y grupos modales en función de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ .

Año	Categoría	Área del elipse	Área corregida de la elipse	Varianza	Valor de traslapeo
2007	Machos	1.79	1.88	0.31	1.26
	Hembras	1.86	1.90		
2009	Machos	2.75	2.80	0.35	1.15
	Hembras	2.64	2.64		
2007	<50 cm	1.10	1.14	0.97	0.23
	>50 cm	2.02	2.09		
2009	<50 cm	2.62	2.64	0.46	0.16
	>50 cm	2.21	2.31		

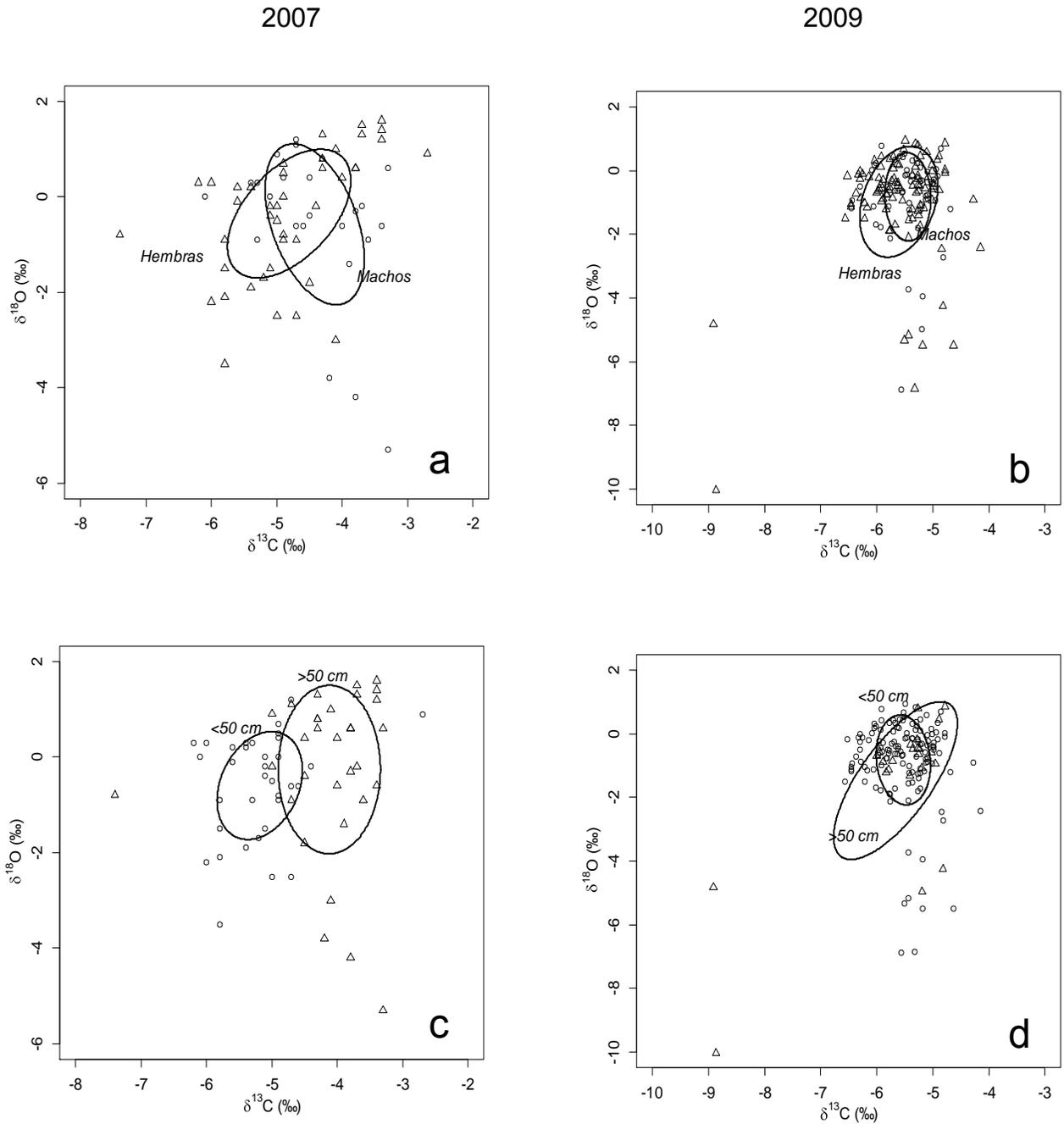


Figura 28. Representación del nicho espacial con elipses. Los círculos corresponden a los datos de machos y los triángulos a hembras (a y b), así como a los individuos <50 cm y >50 cm (c y d) de las temporadas 2007 y 2009 respectivamente.

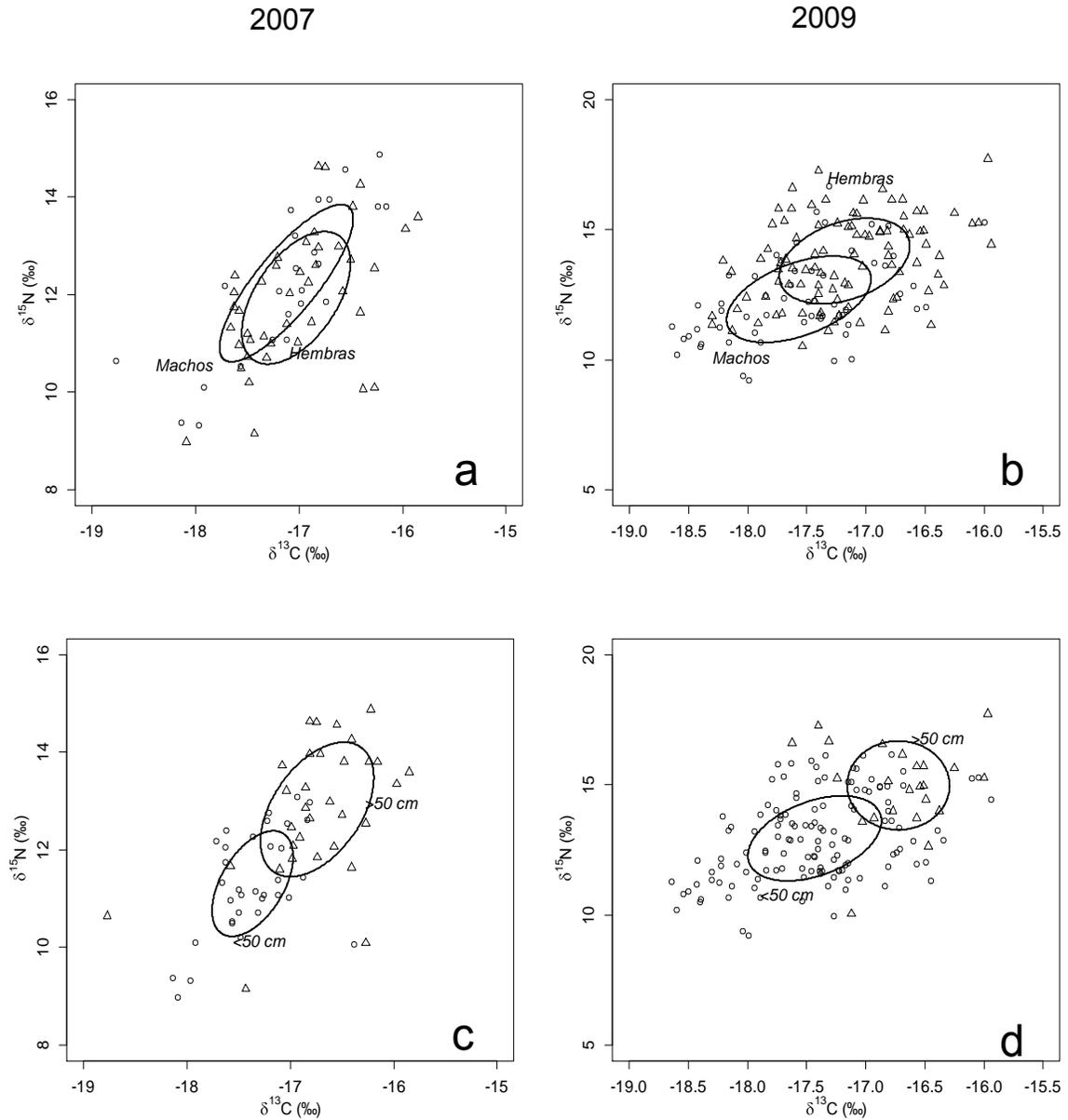


Figura 29. Representación del nicho trófico con elipses. Los círculos corresponden a los datos de machos y los triángulos a hembras (a y b), así como a los individuos <50 cm y >50 cm (c y d) de las temporadas 2007 y 2009 respectivamente.

## Contribución de las presas a la composición isotópica de *D. gigas*

### Temporada 2007

De acuerdo a MixSir, en la categoría de grupos de tallas en 2007, las presas que más contribuyeron a la composición isotópica de los individuos <50 cm de LM fueron *Nyctiphanes simplex* (81 - 86%) seguido de *Opisthonema libertate* (10 - 15%). De igual forma, en el caso de los individuos >50 cm de LM la contribución más importante es también de *Nyctiphanes simplex* (83- 85%) seguido de *Opisthonema libertate* (11 -12%). Se detectaron diferencias significativas en la contribución de *Benthoosema panamense* (U = 0, p=0.002) y *Scomber japonicus* (U= 17.0, p=0.04) para ambas categorías.

Tabla VII. Estimación de la contribución proporcional de presas a partir del modelo de mezcla bayesiano MixSir a la dieta de *Dosidicus gigas* por grupos de talla del 2007 en la región central del Golfo de California (IC = intervalo de confianza).

Especies presa	Contribución proporcional estimada de la presa			
	< 50 cm		>50 cm	
	Mediana	95% IC	Mediana	95% IC
<i>Nyctiphanes simplex</i>	0.85	0.81 - 0.86	0.85	0.83 - 0.85
<i>Benthoosema panamense</i>	0.01	0.01 - 0.013	0.02	0.02 - 0.03
<i>Sardinops sagax</i>	0.00	0.00 - 0.01	0.00	0.00 - 0.01
<i>Opisthonema libertate</i>	0.12	0.10 - 0.15	0.12	0.11 - 0.12
<i>Scomber japonicus</i>	0.00	0.00 - 0.01	0.01	0.00 - 0.02
<i>Porichthys mimeticus</i>	0.01	0.01 - 0.02	0.01	0.01 - 0.02

### **Temporada 2009**

En la temporada 2009, las presas que más contribuyeron a la composición isotópica de machos y hembras fue *Nyctiphanes simplex*, *Opisthonema libertate* y *Benthoosema panamense*. En el caso de los machos *Nyctiphanes simplex* contribuyó entre el 83 – 86% mientras que *Opisthonema libertate* contribuye en menor proporción (10 – 14%). Si bien en ambos sexos estas presas son las que más aportan a la composición isotópica, en el caso de las hembras se observa que la contribución de *Nyctiphanes simplex* se reduce (73 – 80%) mientras que *Opisthonema libertate* aumenta ligeramente su contribución (13 -16%) seguido de *Benthoosema panamense* (1 – 11%) (Tabla XV A). Estadísticamente tanto la contribución de *Nyctiphanes simplex* (U= 0.00, p<0.001) como la de *Opisthonema libertate* (U= 0.00, p<0.001) fueron significativamente diferentes entre sexos, al igual que *Benthoosema panamense* (U= 58, p= 0.0) y *Scomber japonicus* (U= 485, p=0.003).

En cuanto a las tallas, el modelo de mezcla indicó que los individuos <50 cm en 2009 están integrando principalmente la señal isotópica de *Nyctiphanes simplex* (83%), siguiéndole *Opisthonema libertate* (14%) y las especies *Benthoosema panamense*, *Scomber japonicus* y *Porichthys mimeticus* con 1%. Por su parte, si bien *Nyctiphanes simplex* es la principal presa que más les contribuye isotópicamente a los individuos >50 cm de LM (63 – 76%), su proporción es menor que en el caso de los <50 cm de LM, así mismo las especies *Opisthonema libertate* (12 – 17%) y *Benthoosema panamense* (1 – 16%) aumentan sus porcentajes de contribución en esta categoría. Estadísticamente la contribución de todas las presas empleadas en el análisis fue distinta entre estas categorías.

Tabla VIII. Estimación de la contribución proporcional de presas a partir del modelo de mezcla bayesiano MixSir a la dieta de *Dosidicus gigas* por sexos (A) y grupos de talla (B) en la región central del Golfo de California (IC = intervalo de confianza)

A	Contribución proporcional estimada de la presa			
	Machos		Hembras	
	Mediana	95% IC	Mediana	95% IC
Especies presa				
<i>Nyctiphanes simplex</i>	0.84	0.83 - 0.86	0.78	0.73 – 0.80
<i>Benthoosema panamense</i>	0.01	0.01 - 0.02	0.03	0.01 – 0.11
<i>Sardinops sagax</i>	0.00	0 - 0.01	0.01	0 – 0.03
<i>Opisthonema libertate</i>	0.12	0.10 - 0.14	0.14	0.13 – 0.16
<i>Scomber japonicus</i>	0.01	0 - 0.01	0.01	0 - 0.05
<i>Porichthys mimeticus</i>	0.01	0.01 - 0.02	0.01	0 - 0.03

B	Contribución proporcional estimada de la presa			
	< 50 cm		>50 cm	
	Mediana	95% IC	Mediana	95% IC
Especies presa				
<i>Nyctiphanes simplex</i>	0.83	0.83 - 0.83	0.70	0.63 – 0.76
<i>Benthoosema panamense</i>	0.01	0.01 – 0.01	0.06	0.01 – 0.16
<i>Sardinops sagax</i>	0.00	0.00 – 0.00	0.02	0.00 – 0.07
<i>Opisthonema libertate</i>	0.14	0.14 – 0.14	0.14	0.12 – 0.17
<i>Scomber japonicus</i>	0.01	0.01 – 0.01	0.02	0.00 – 0.07
<i>Porichthys mimeticus</i>	0.01	0.01 – 0.01	0.03	0.00 – 0.10

## DISCUSIÓN

La importancia de estudiar la distribución vertical y horizontal de un organismo marino de importancia pesquera, reside principalmente en el establecimiento de medidas de regulación de la actividad pesquera. Tal es el caso de los estudios realizados por Shephard *et al.* (2007) y Trueman *et al.* (2013) a partir del análisis de la composición isotópica de otolitos de especies de peces bentopelágicos (e.g. *Hoplostethus atlanticus*) de importancia pesquera en países como Australia, Nueva Zelanda y oeste de Irlanda (Trueman *et al.* 2013). A pesar del reto que significaba la adquisición de información sobre especies de aguas profundas, estos países han comenzado a solucionar la problemática sobre el desconocimiento de su comportamiento migratorio.

En el caso del calamar *D. gigas*, los valores observados de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  presentes en el estatolito representan un promedio del comportamiento migratorio del organismo en determinada etapa ontogénica en la columna de agua hasta el momento de su captura (Landman *et al.* 2004; Trasviña-Carrillo, 2012). El equilibrio isotópico que se observó entre los carbonatos del agua de mar y la precipitación de la aragonita en los estatolitos, indica que la presencia de ciertos factores como cambios de temperatura y el comportamiento de *D. gigas* son registrados en el estatolito y por ende son un reflejo del hábitat donde se encontraba el organismo. Considerando las características de los estatolitos, como estructuras metabólicamente inertes, sin reabsorción del material que los conforma y crecimiento continuo reflejando características físicas y químicas del medio (equilibrio isotópico) (Mulcahy *et al.* 1979; Landman *et al.* 2004), el presente trabajo es el primero en ver la utilidad del análisis de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en estatolitos de *D. gigas*, permitiendo interpretar su distribución e incluso el estado fisiológico de los individuos (metabolismo) (e.g. Shephard *et al.* 2007; Trueman *et al.* 2007).

Este trabajo también muestra que las diferencias en la distribución vertical conocidas a partir de  $\delta^{18}\text{O}$  se encuentran relacionadas con las diferencias encontradas en el análisis de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en el pico de los organismos, las cuales se respondieron a diferencias en la dieta entre temporadas. La premisa anterior es que los valores de

$\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de la pared lateral de la mandíbula superior (pico) de *D. gigas* son representativos de la zona y del tipo de alimentación más recientes del calamar (en sus últimas semanas de vida) como lo ha indicado Cherel y Hobson (2005) y Ruiz-Cooley *et al.* (2006).

## **Variaciones intraespecíficas de las preferencias en la distribución de *D. gigas***

### *Análisis por sexos*

La segregación entre sexos en *D. gigas* ha sido poco reportada, tal información ha sido resultado a partir del uso de diferentes artes de pesca en la captura de la especie (Yatsu y Yamashiro, 1999). Nigmatullin (en prep. en Markaida, 2001) menciona que existe una mayor proporción de machos en capturas con redes de arrastre pelágicas con apertura vertical de 50 – 90 m, posiblemente esté relacionado con una segregación sexual en función de la profundidad, ya que al emplear poteras colocadas entre 0 y 20 m de profundidad el número de hembras fue mayor al de machos.

En el presente trabajo la similitud de los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  en estatolitos de ambas temporadas muestra que tanto machos como hembras se encontraron bajo condiciones similares (misma temperatura), lo cual indica una distribución similar a nivel vertical. Lo anterior permite descartar la idea de una segregación sexual en función de la profundidad. Así mismo, esta similitud en los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ , sustenta el alto traslape de nicho espacial obtenido del análisis de elipses (SIBER) (Fig. 28 a y b).

La falta de diferencias en  $\delta^{18}\text{O}$  podría indicar que hembras y machos comparten el mismo hábitat vertical que pudiera ser debida al consumo de una dieta similar. Al respecto no se tienen antecedentes que indiquen que la dieta de *D. gigas* presenta una diferencia significativa en el tipo de presas que consumen ambos sexos. Markaida (2001) en un estudio realizado en el Golfo de California encontró que los machos se

alimentan de un mayor número de cefalópodos (otras especies de calamares) y presentan menos canibalismo que las hembras. La presa que tienen en común y que más consumen es *Bethosema panamense* y algunos crustáceos como langostilla (*Pleuroncodes planipes*) y eufáusidos (*Nyctiphanes simplex*), estos últimos han llegado a ser considerados como presas ocasionales (Markaida, 2001; Markaida, 2006), sin embargo se considera que estas diferencias en la dieta están más asociadas a cambios espaciales o temporales que a aspectos intraespecíficos como el sexo o la talla (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003). De igual forma, en la costa occidental de Baja California Sur, se realizó el análisis de contenido estomacal, en donde encuentran que machos y hembras se alimentan de las mismas presas (Rosas-Luis, 2007).

Mediante el análisis de isótopos estables, Miller *et al.* (2013) indican que entre machos y hembras de *D. gigas* del norte de la Corriente de California en 2009, no se presentaron diferencias en el  $\delta^{15}\text{N}$ , lo cual apoya la idea sobre la ausencia de diferencias en la dieta entre sexos; mientras que se registró una pequeña diferencia (0.16‰) en el  $\delta^{13}\text{C}$ , presentando las hembras un valor mayor que los machos, lo cual podría indicar la tendencia de las hembras a ocupar zonas más cercanas a la costa o zonas más productivas.

En el presente trabajo, la ausencia de diferencias en  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en los picos de *D. gigas* de ambos sexos capturados en 2007 indica una distribución vertical similar, relacionada con el consumo de presas del mismo nivel trófico y a su vez indica que estuvieron compartiendo la misma zona de alimentación. Sin embargo en 2009, se detectó lo contrario, diferencias en  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ , coincidiendo con Miller *et al.* (*Op.cit.*).

Lo anterior permite deducir que las diferencias en la distribución de hembras y machos son de carácter horizontal, más que vertical, relacionados además con diferencias en sus hábitos alimenticios. Por ejemplo, en 2009 las hembras presentaron los valores más altos de  $\delta^{15}\text{N}$  (cerca de 2‰) así también un valor ligeramente más alto

(0.5‰) de  $\delta^{13}\text{C}$ . De estos resultados, se infiere que las hembras de esta temporada estuvieron alimentándose de presas de mayor nivel trófico y en una zona de alimentación distinta a los machos, la cual podría considerarse como más cercana a la costa. Esto es porque el  $\delta^{13}\text{C}$  en redes tróficas costeras tiende a estar más enriquecido en el isótopo pesado ( $^{13}\text{C}$ ) que aquellas que se encuentran alejadas de la costa o en una región oceánica (France, 1995).

Otro detalle a considerar es que el canibalismo se presenta más frecuente en las hembras que en machos, ya que son más numerosas y de mayor talla que los machos (Markaida, 2001; Armendáriz-Villegas, 2005; Markaida *et al.* 2008) lo cual también podría incrementar el valor de  $\delta^{15}\text{N}$  de las hembras e influir en la preferencia de los machos a ubicarse lejos de la costa para evitar ser depredados.

Así mismo, se sugiere que tales diferencias podrían estar ligadas a la presencia de hábitos especialistas entre sexos en ambos años (Tabla VI), lo cual hace que un organismo especialista dependa de un determinado alimento o bien, dependiente de presas que forman cardúmenes, ya que para algunos depredadores el alimentarse de presas con esta característica (además de ser de tamaño pequeño) les facilita la obtención de alimento, compensando el gasto energético causado por obtener otras presas de mayor tamaño. (Scharf *et al.* 2000; Armendáriz-Villegas, 2005; Field *et al.* 2013).

#### *Análisis por tallas*

La información que se tiene acerca de las migraciones verticales de *D. gigas* se ha adquirido a partir del marcado satelital de individuos de tallas mayores a 70 cm de LM (Gilly *et al.* 2006; Bazzino *et al.* 2010; Stewart *et al.* 2013), ya que son individuos más aptos para portar las marcas y cuya información es más útil por el mayor valor económico que representan para la pesquería.

A la fecha se desconoce el comportamiento de organismos de tallas chicas o juveniles, sin embargo es importante conocer su distribución ya que aporta información para el conocimiento de la distribución en la historia de vida de una especie la cual es útil para la toma de decisiones y el manejo de una pesquería. Desde el punto de vista ecológico, el conocer la distribución de esta especie, tiene relevancia, ya que *D. gigas* es un componente trófico importante dentro del ecosistema como mesodepredador, participando en la regulación de niveles tróficos inferiores y siendo presa de depredadores tope (Rosas-Luis *et al.* 2008; Olson y Young, 2007). Por ejemplo, las tallas pequeñas son presas principales de tiburones (Estupiñán-Montaña *et al.* 2009; Cabrera-Chávez-Costa *et al.* 2010; Torres-Rojas *et al.* 2010; Polo-Silva *et al.* 2012; Galván-Magaña *et al.* 2013; Torres-Rojas *et al.* 2014) así como de pelágicos mayores (Abitia-Cardenas, 1999), mientras que los individuos de talla grande son el alimento principal de cachalotes (Ruiz-Cooley *et al.* 2004).

Las diferencias encontradas en 2007 en  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  entre individuos mayores y menores de 50 cm (LM) implican que *D. gigas* puede presentar segregación vertical en función de la talla. Así mismo, la relación positiva de ambos isótopos con el incremento de la talla, permite inferir la tendencia de los organismos a distribuirse a mayores profundidades conforme su talla es mayor. La alta variación en los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de organismos >50 cm (LM) es indicador del amplio intervalo de distribución a lo largo de la columna de agua a diferencia de los organismos <50 cm. En contraste, en estudios realizados con otolitos de peces, como en *Hoplostethus atlanticus* (Shephard *et al.* 2007; Trueman *et al.* 2013), se ha observado que la permanencia de los individuos en hábitats específicos implica una menor variación del  $\delta^{18}\text{O}$ , incluso del  $\delta^{13}\text{C}$ , ocurriendo lo contrario en el caso del calamar gigante, en especial de los individuos >50 cm de LM en 2007.

La segregación por tallas, interpretada a partir de las diferencias detectadas en  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  entre grupos de talla puede asociarse con diferencias en la distribución

por la búsqueda de diferentes presas, o bien, por efecto de un mecanismo de protección para evitar otros depredadores y el canibalismo (Arkhipkin y Parfenyuk 1986 *ap* en Markaida, 2001; Velázquez-Abunader, 2011). Las diferencias en la alimentación por grupos de tallas en la región central del Golfo de California, específicamente del área de Santa Rosalía las ha reportado Armendáriz-Villegas (2005) en las temporadas de pesca 2002- 2003, indicando que los calamares medianos (30-59 cm de LM) se alimentaron principalmente (en orden de importancia) de peces de la familia Engraulidae, cefalópodos y crustáceos, mientras que las tallas mayores (60-89 cm de LM) prefirieron alimentarse de cefalópodos y peces. Posteriormente en el periodo de 2005-2007, Markaida *et al.* (2008) indican que en general no se muestra algún patrón de elección de presas en función del aumento de talla, a excepción del aumento del canibalismo, lo que permite observar una dinámica (cambio) constante en la elección de presas del calamar relacionadas con cambios en la distribución los individuos.

A nivel isotópico, diferencias en la dieta (nivel trófico) entre grupos de tallas para la región del Golfo de California han sido reportadas por Ruiz-Cooley *et al.* (2006) sugiriendo que una relación positiva de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  con la talla de los organismos es indicador del consumo presas de mayor nivel trófico conforme estos crecen, lo cual también es reportando en la costa de Perú (Argüelles *et al.* 2012).

Considerando estos antecedentes, se esperaba que también en 2009 los grupos de talla presentaran diferencias en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$ ; sin embargo, la similitud de sus valores indica que no hubo segregación por talla. Al respecto, aspectos sobre la distribución homogénea de organismos grandes y chicos en la columna de agua no han sido reportados anteriormente.

Si bien la distribución vertical en la columna de agua de los grupos de talla es variable entre temporadas, las diferencias detectadas en  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre organismos <50 y >50 cm (LM) de ambas temporadas indica que estos grupos tienden a separarse a nivel horizontal más que vertical, eligiendo cada uno una zona distinta de alimentación y distinta dieta. En el caso del  $\delta^{13}\text{C}$ , los individuos <50 cm de LM

presentaron en general valores bajos (más negativos) ( $\approx -17\text{‰}$ ), mientras que lo contrario ocurrió con los individuos  $>50$  cm de LM que presentaron valores ligeramente más altos ( $\approx -16\text{‰}$ ) que el otro grupo. Bajo la premisa de que los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de especies costeras oscilan de  $-10$  a  $-15\text{‰}$  (Niño-Torres *et al.* 2006), estas observaciones indican que los individuos de tallas menores prefieren ubicarse en áreas alejadas de la costa, mientras que los individuos de tallas mayores se alimentan en áreas más cercanas a ésta. Se habla de un cambio de zona de alimentación porque los valores de este isótopo son el rastro de la fuente de carbono del lugar donde se estuvieron alimentando (Peterson y Fry, 1987).

Las observaciones anteriores coinciden con lo reportado por Argüelles *et al.* (2012) para *D. gigas* en la costa de Perú, en donde los valores más negativos ( $\approx -17\text{‰}$ ) de  $\delta^{13}\text{C}$  se relacionan con la incursión de los calamares de menor talla (20 cm de LM) con el final de la plataforma continental, mientras que el aumento de la talla de los individuos coinciden con valores más altos ( $\approx -16\text{‰}$ ) que corresponden a la zona costera del área de su estudio.

La relación entre los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  con la talla de los organismos puede considerarse como una característica importante ya que muchos depredadores cambian sus hábitos alimenticios así como el hábitat en el que viven dependiendo de su talla corporal (Graham *et al.* 2007; Torres-Rojas *et al.* 2013). En el caso de *D. gigas*, la comparación de  $\delta^{13}\text{C}$  con la talla de los individuos mostró una relación positiva que coincide con observaciones del predominio de organismos inmaduros en zonas oceánicas y una mayor presencia de organismos maduros y de tallas mayores cerca de ambas costas (Sonora y Baja California) dentro del Golfo de California (Ehrhardt *et al.* 1983; Nigmatullin *et al.* 2001; Velázquez-Abunader 2011). Si bien en el presente trabajo no se tiene información sobre el estado de madurez de los mismos, no se descarta que al ser de talla pequeña, pocos o muchos de estos individuos sean inmaduros. Desde el punto de vista del análisis isotópico, esta relación del  $\delta^{13}\text{C}$  con la talla en *D. gigas*, coincide con Ruiz-Cooley *et al.* (2006) y Argüelles *et al.* (2012),

quienes han considerado que a medida que crecen los organismos pueden cambiar de hábitat.

Por otra parte, la relación positiva entre  $\delta^{15}\text{N}$  con la talla de *D. gigas* podría sugerir un incremento ontogénico en el nivel trófico al aumentar su talla, coincidiendo con Ruiz-Cooley *et al.* (2006, 2010) para el Golfo de California, así como para la especie en Perú (Lorrain *et al.* 2011; Argüelles *et al.* 2012). Así mismo, factores como el canibalismo también se relacionan con el incremento en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  (Lorrain *et al.* 2011) coincidiendo con antecedentes que indican que este comportamiento se incrementa con la talla del calamar (Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003).

Otro factor al que se le atribuye el aumento de los valores  $\delta^{15}\text{N}$  en algunos individuos de *D. gigas* (Ruiz-Cooley *et al.* 2010; Lorrain *et al.* 2011) podría ser el resultado de las frecuentes estancias de algunos individuos en la ZOM, como aquellos de >50 cm de LM e incluso las hembras de la temporada 2009. Esta zona de la columna de agua se caracteriza por presentar altas tasas de desnitrificación bacteriana que incrementan el  $\delta^{15}\text{N}$  a nivel base de la cadena trófica, ya que es removido el  $\text{NO}_3^-$  enriquecido en  $^{14}\text{N}$ , quedando el nitrato residual enriquecido en  $^{15}\text{N}$ , tal como ocurre que aguas subsuperficiales de las cuencas del Carmen y Guaymas en el Golfo de California (Altabet *et al.* 1999).

Por todo lo anterior, se sugiere que la distribución vertical de organismos de tallas chicas y grandes es variable entre temporadas; mientras que es probable que la segregación horizontal sea una característica constante de su distribución, debido a los diferentes requerimientos energéticos de los organismos y como mecanismo de protección de depredadores incluyendo el canibalismo.

## Variación entre la temporada 2007 y 2009

La coincidencia de los promedios mensuales de  $\delta^{18}\text{O}$  de *D. gigas* en 2007 y 2009 con el perfil calculado para el  $\delta^{18}\text{O}$  de la aragonita en ambas temporadas, es un indicador de que el estatolito se formó en equilibrio isotópico con el medio. En el contexto de que el factor que influye sobre el valor de  $\delta^{18}\text{O}$  es la temperatura del agua de mar (Grossman y Ku, 1986; Degens *et al.* 1969; Kalish *et al.* 1991; Thorrold *et al.* 1997), y conociendo el gradiente del mismo al aumentar la profundidad, fue posible estimar preferencias en la distribución vertical de los individuos analizados. Sólo en el caso de individuos capturados en marzo y abril de 2009, algunos organismos no presentaron un promedio de  $\delta^{18}\text{O}$  que se ajustase al perfil isotópico. La explicación principal a esta observación es que puede tratarse de organismos recién arribados de otras zonas del golfo que estarían en proceso de fijar la señal del  $\delta^{18}\text{O}$ .

El encontrar una relación de los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  de los estatolitos con el  $\delta^{18}\text{O}$  de la aragonita en equilibrio con el agua de mar se fundamenta en la suposición de que puede existir poco o ningún retraso entre la exposición a una temperatura (o profundidad) y la respuesta en el depósito de carbonato del otolito (Høie *et al.* 2004). Si bien no se conoce cuál es la respuesta temporal a fina escala de los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  ante cambios térmicos, se tiene información sobre la respuesta temporal ante el marcaje térmico de otolitos. De acuerdo a Volk *et al.* (1999), generalmente los patrones de la microestructura de otolitos responden a cambios térmicos que duran de 4 a 24 horas. Ya que el fraccionamiento isotópico del oxígeno en otolitos sólo es influenciado por cambios térmicos en el medio, es de esperarse que la respuesta temporal del  $\delta^{18}\text{O}$  en los estatolitos de *D. gigas* a la temperatura y el  $\delta^{18}\text{O}$  de la aragonita en el agua de mar puedan ser de la misma magnitud que la respuesta a nivel microestructura. A ello puede deberse que se haya o no observado correspondencia entre el  $\delta^{18}\text{O}$  del calamar y el perfil de la zona.

En general las diferencias en los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  mostraron que los individuos colectados en 2007 tienen un intervalo de distribución desde los primeros

metros de la columna de agua hasta los 250 m aproximadamente, mientras que los individuos colectados en 2009 se distribuyeron en un intervalo que comprendió de igual forma desde los primeros metros hasta los 160 m de profundidad en la columna de agua. A su vez, las desviaciones estándar de  $\delta^{18}\text{O}$  indicaron la tendencia de los organismos a realizar movimientos que pueden interpretarse como estancias a profundidades máximas de 500 m de profundidad en ambas temporadas. Esta distribución vertical estimada es similar al rango de distribución registrado a partir del uso de marcas satelitales en el área de estudio. Gilly *et al.* (2006) reportaron que algunos de los calamares que marcaron alcanzaron los 250 m de profundidad durante el día. Mientras que Stewart *et al.* (2013) reportaron una profundidad de  $229 \pm 153.2$  m con una mediana de 239 m durante el día en la estación de primavera y en la estación de otoño una profundidad diurna en promedio de  $268 \pm 121.6$  m, con una mediana de 270.5 m, mayor que lo registrado en primavera, mientras que las profundidades durante la noche son de  $62 \pm 76$  m en primavera y  $125 \pm 142$  m en otoño.

Cabe mencionar que en ambas temporadas, los organismos tienden a ubicarse preferencialmente a mayor profundidad (pero en diferente magnitud) conforme llega y transcurre la estación cálida, lo cual podría coincidir con la hipótesis acerca de que las altas temperaturas en los primeros metros de la columna de agua le causan estrés fisiológico a *D. gigas* (Rosa y Seibel, 2010) ya que la capa de mezcla en el Golfo de California puede llegar a alcanzar temperaturas extremadamente altas (Stewart *et al.* 2013). De acuerdo a Stewart *et al.* (2013) no es común que *D. gigas* se ubique dentro de los primeros 10 metros de la columna de agua, cuando la temperatura superficial excede los  $23^{\circ}\text{C}$  durante el periodo de 2004-2008 en la región central del Golfo de California, sin embargo esto no coincide con la distribución tan superficial del calamar en un temporada con anomalías cálidas como lo fue 2009. Esto nos podría indicar que es probable que las preferencias en su distribución deben estar influenciadas por un factor más fuerte que la temperatura, como el alimento, aspecto que se discutirá más adelante.

De acuerdo al intervalo de profundidades calculadas, los organismos se encontraron a temperaturas de 18° a 12 °C, pero se tiene registro de que pueden incluso presentarse a 5 °C cuando realizan buceos más profundos (Stewart *et al.* 2013; Gilly *et al.* 2006). A las profundidades máximas que se calcularon con los perfiles isotópicos del presente estudio, se tiene que el calamar frecuentó profundidades con temperaturas aproximadas de 8°C. Lo anterior indica, a partir del análisis isotópico y en el contexto de las características oceanográficas del área de estudio, que *D. gigas* es capaz de tolerar bajas temperaturas y bajas concentraciones de oxígeno favoreciéndolo para internarse en la frontera superior de la ZOM (Gilly *et al.* 2006; Stewart *et al.* 2013), la cual se puede encontrar aproximadamente a los 235 m (Stewart *et al.* 2013).

Así mismo, la relación positiva observada en los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de los individuos de la temporada 2007 se puede relacionar principalmente con el hecho de que *D. gigas* frecuentó zonas más profundas en la columna de agua y en consecuencia por cambios en el metabolismo del calamar. Las bajas temperaturas que se presentan a las profundidades en las que se encontró *D. gigas* promueven el enriquecimiento en  $^{18}\text{O}$  de los estatolitos, mientras que las bajas concentraciones de oxígeno en la ZOM propician un descenso en su tasa metabólica ocasionando valores altos de  $\delta^{13}\text{C}$  (Mulcahy *et al.* 1979), ya que el aporte de carbono metabólico (enriquecido en  $^{12}\text{C}$ ) al estatolito disminuye siendo entonces integrada la señal del carbono inorgánico disuelto (DIC) (valor aproximado de 1‰). Es por ello que el  $\delta^{13}\text{C}$  en el estatolito de *D. gigas* puede ser reflejo tanto de los cambios en el hábitat de los individuos como de cambios en su metabolismo (e.g. supresión metabólica) que presentan al acudir con frecuencia a la ZOM donde la concentración de oxígeno disuelto es  $\leq 20 \mu\text{mol/kg}$  (Rosa y Seibel, 2010; Stewart *et al.* 2013). De manera contraria, la ausencia de correlación entre  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  en los individuos de 2009 puede deberse a la ubicación más somera del calamar en la columna de agua en esa temporada.

Debido a diferencias en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre las dos temporadas y ante las diferencias mencionadas en la distribución vertical, así como las diferencias detectadas en la contribución isotópica de las presas más importantes de la especie en el área de estudio para ambos años, se considera que las preferencias en la distribución de *D. gigas* se relacionan más con cambios en la dieta de los organismos generados por cambios ambientales. Por ejemplo, ante el estado crítico de la pesquería de Guaymas, Sonora en el periodo de 2005 al 2012, Robinson *et al.* (2013), sugieren que el calentamiento oceanográfico y la baja productividad fitoplanctónica que se presentan en ese periodo son factores que pueden relacionarse con las bajas capturas de calamar gigante (104,829 t) en las zonas de pesca de la flota de Guaymas. De acuerdo a estos autores, estos cambios oceanográficos pudieron originar una baja en la biomasa de zooplancton la cual podría haber conducido al calamar a migrar o tener zonas alternativas de alimentación.

En una escala temporal más corta para el caso del presente trabajo, se tiene que 2007 fue una temporada regida por condiciones de neutrales a frías donde las presas que contribuyeron significativamente a la composición isotópica de *D. gigas*, (*Benthoosema panamense* y *Scomber japonicus*) difieren a las presas que contribuyen significativamente (Principalmente *Nyctiphanes simplex* y *Opisthonema libertate*, seguido de *Benthoosema panamense* y *Scomber japonicus*) a los individuos en 2009, temporada de pesca que inicia con anomalías frías características de La Niña, para pasar posteriormente a condiciones neutrales y el inicio del Niño a partir del julio de ese año, siendo en general un año más cálido (<sup>1</sup>) y con menor productividad que el 2007 hacía el inicio del verano (<sup>2</sup>). Si bien la distribución de *D. gigas* en 2009 podría contradecir un poco la hipótesis del estrés fisiológico provocado por altas temperaturas sugerido por Gilly *et al.* (2009) y (Rosa y Seibel, 2010), aun cuando es considerado un organismo euritermo (Markaida, 2001), ésta debió estar impulsada por el aumento en la cantidad de presas cuyas poblaciones se ven beneficiadas en condiciones cálidas como *Opisthonema libertate* (Casas-Valdez, 1983) y *Scomber japonicus* (Sinclair *et al.* 1985).

De acuerdo, a Field *et al.* (2013) existe una relación de la distribución de *D. gigas* con el tipo de presas de las que se alimenta en el sistema de la Corriente de California. Estos autores analizaron contenido estomacal y detectaron que el consumo de peces bentónicos y costeros (e.g. *Opisthonema libertate* y *Scomber japonicus*) indican por ende que el calamar se encontró alimentándose en el área costera; mientras que la mayor presencia de peces mesopelágicos (e.g. *Benthoosema panamense*) e invertebrados (e.g. eufáusidos) se va incrementando conforme aumenta la profundidad en la columna de agua. Con base en lo anterior, la preferencia de los individuos de talla grande (>50 cm) a zonas que se encuentran más cercanas a la costa podría justificar el consumo en mayor proporción de peces como *Opisthonema libertate* y *Scomber japonicus*, mientras que el consumo más alto de *Nyctiphanes simplex*, llevado a cabo por los individuos de tallas menores, se relaciona con sus preferencias a ubicarse cerca de una zona oceánica.

Es importante destacar que en nuestro caso, estas diferencias en las contribuciones isotópicas de las presas no podrían haberse detectado con contenido estomacal puesto que este no permite saber qué alimento es el que realmente asimilaron más los individuos a largo plazo (Ruiz-Cooley *et al.* 2010). Sin embargo, al igual que aquellos estudios basados en contenido estomacal (e.g. Markaida y Sosa-Nishizaki, 2003), los resultados del modelo de mezcla indican que *D. gigas* tiende a alimentarse de presas que forman cardúmenes o grupos con gran abundancia de individuos, siendo su alimento base pequeños peces e invertebrados (Fiel *et al.* 2013).

La comparación de la firma isotópica de un organismo migratorio con la señal isotópica de sus presas o de organismos de nivel trófico similar, pueden indicar si un organismo o una población objeto de estudio se encuentra de paso en un área (migrando) o si se han establecido (residentes) integrando entonces el valor isotópico que le corresponde en una red trófica local (Madigan *et al.* 2012; Torres-Rojas *et al.* 2013). De acuerdo a Madigan *et al.* (2012), la relación positiva detectada entre  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de *D. gigas* en 2007 y 2009, así como las contribuciones isotópicas de sus

principales presas en la zona es indicador de que en estas temporadas de estudio la población analizada se encontró en el Golfo de California.

En este contexto, la coincidencia de diferencias en la distribución de *D. gigas* con diferencias en la contribución isotópica por parte de sus presas en la región central del Golfo de California es un indicador importante de que las preferencias en la distribución de esta especie se pueden deber principalmente a la búsqueda de alimento. Se sugiere además que la distribución preferencial de *D. gigas* deducida a partir del  $\delta^{18}\text{O}$  en 2009 puede apoyar la hipótesis de que a pesar del estrés fisiológico que podría sufrir, a esta especie le es conveniente la somerización de la ZOM permitiéndole acceder con mayor facilidad a presas intolerantes a bajas temperaturas y concentraciones de oxígeno disuelto (Rosa y Seibel, 2008) como *Nyctiphanes simplex* (Gómez-Gutiérrez *et al.* 2010). Lo anterior se basa en antecedentes que indican que la ZOM suele ser más somera ante la presencia de condiciones cálidas como las de verano y anomalías cálidas en general (Gómez-Gutiérrez *et al.* 2010; Stramma *et al.* 2010). También estamos conscientes de que se trataría de un beneficio temporal ya que la expansión tanto vertical como horizontal de esta zona anóxica perjudicaría también a las presas en el aspecto fisiológico disminuyendo poco a poco su abundancia (Stramma *et al.* 2010; Gilly *et al.* 2013).

## CONCLUSIONES

- La ausencia de diferencias en los valores de  $\delta^{18}\text{O}$  y el alto valor de traslapo espacial entre sexos, indica que machos y hembras se distribuyen a las mismas profundidades en la columna de agua.
- La ausencia y presencia de diferencias en  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre sexos en 2007 y 2009 respectivamente, son indicadores de que la distribución horizontal de machos y hembras es variable entre temporadas en función de diferencias en la dieta entre ellos, pudiendo llegar a segregarse al compartir la misma zona de alimentación
- En el caso de 2009, las diferencias en la distribución entre machos y hembras pueden deberse a diferencias en la contribución de *Nyctiphanes simplex* y *Opisthonema libertate*, seguido de *Benthosema panamense* y *Scomber japonicus*.
- Diferencias en  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  entre organismos <50 y >50 cm (LM) de 2007 y un valor de traslapo espacial bajo (<1) indicaron que en esta temporada hubo segregación vertical en función de la talla, siendo los organismos de mayor talla los que alcanzan mayores profundidades. Mientras que en 2009 la ausencia de diferencias isotópicas y un valor de traslapo espacial alto (>1) indicaron que individuos grandes y chicos se distribuyeron de la misma forma en la columna de agua.
- Las diferencias en  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  así como un valor bajo de traslapo trófico entre organismos <50 y >50 cm (LM) en ambas temporadas indican que tienen diferente zona de alimentación y diferencias en la dieta en función de la talla. *D. gigas* tiende a distribuirse de una zona oceánica a una cercana a la costa conforme su talla es mayor.

- En 2007 las presas que contribuyeron significativamente a la composición isotópica de los organismos <50 cm de LM en 2007 fueron *Benthoosema panamense* y *Scomber japonicus* a los organismos >50 cm de LM. En 2009 *Nyctiphanes simplex* es la presa mayormente asimilada por los organismos <50 cm de LM, mientras que *Opisthonema libertate* y *Benthoosema panamense* son más asimilados por organismos >50 cm de LM.
- En 2007 la distribución vertical de *D. gigas* fue en promedio hasta los 250 m de profundidad, mientras que en 2009 su distribución promedio tendió a ser más superficial ubicándose alrededor de los 160 m. En ambas temporadas se estimó que alcanzan profundidades máximas de 500 m.
- Las preferencias en la distribución vertical y horizontal de *D. gigas* están influenciadas por cambios en la dieta de la especie como resultado de cambios ambientales entre temporadas en la en la región central del Golfo de California.

## RECOMENDACIONES

- Desde un enfoque oceanográfico, se recomienda estudiar cómo se está comportando la Zona de Mínimo Oxígeno a corto y mediano plazo, porque de acuerdo a lo observado en éste y trabajos anteriores su ubicación en la columna de agua podría estar explicando gran parte del porqué de la distribución de *D. gigas*.
- Así mismo se recomienda la realización otros estudios oceanográficos en la región de Santa Rosalía, B. C. S. como son la cuantificación de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  en la columna de agua.
- Con el fin de conocer con mayor precisión la existencia de un efecto de la dieta en el  $\delta^{13}\text{C}$  de *D. gigas*, se sugiere que se realicen trabajos en los que se determine el porcentaje de  $\text{CaCO}_3$  que se fija en el estatolito derivado del

carbono disuelto en el agua de mar ( $\text{CO}_2$ , bicarbonato y carbonatos) y de aquel que pueda derivarse del alimento.

- Con el fin de obtener información acerca de zonas de desove de la población de *D. gigas* en el Golfo de California se recomienda realizar el análisis isotópico con relación al estado de madurez de los individuos.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abitia-Cardenas, L.A., F. Galvan-Magaña, F.J. Gutierrez-Sanchez, J. Rodríguez-Romero, B. Aguilar-Palomino y, A. Moehl-Hitz. 1999. Diet of blue marlin *Makaira mazara* off the coast of Cabo San Lucas, Baja California Sur, Mexico. *Fish Res*, 44, 95–100.
- Altabet, M.A., C. Pilskaln, R. Thunell, C. Pride, D. Sigman, F. Chavez y R. Francois. 1999. The nitrogen isotope biogeochemistry of sinking particles from the margin of the eastern North Pacific. *Deep-Sea Res, Pt I*, 46(4):655–679.
- Álvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California. En: BH Ketchum (ed.). *Ecosystems of the World: Estuaries and enclosed seas*. Amsterdam: Elsevier., 427-449
- Álvarez-Borrego, S. y J.R. Lara-Lara. 1991. The physical environment and productivity of the Gulf of California. En: Dauphin JP y B Simoneit (Eds.). *The Gulf and Peninsular Province of the Californias*. Estados Unidos: *Amer Assoc Petrol Geol Mem.*, 47, 555-567.
- Antonov, J.I., D. Seidov, T.P. Boyer, R.A. Locarnini, A.V. Mishonov, H.E. García, O.K. Baranova, M.M. Zweng, y D.R. Johnson. 2010. World Ocean Atlas 2009, Salinity. (Ed.) S. Levitus. NOAA Atlas NESDIS, U.S. Government Printing Office., 69(2), 184.
- Argüelles, J., A. Lorrain, Y. Cherel, M. Graco, R. Tafur, A. Alegre, P. Espinoza, A. Taipe, P. Ayón, A. Bertrand. 2012. Tracking habitat and resource use for the jumbo squid *Dosidicus gigas*: a stable isotope analysis in the Northern Humboldt Current System. *Mar. Biol.*, 159, 2105–2116.
- Arkhipkin, A. I. y A. V. Parfenyuk. 1986. Horizontal and vertical distribution of young squid *Dosidicus gigas* in the area of the Peru Basin. En Ivanov, B. G., *Resources*

and fishery perspectives of squid of the world ocean. Moscú, VNIRO Press. (En ruso, resumen en inglés). 101-107.

Armendáriz-Villegas, E.J. 2005. Hábitos alimenticios del Calamar Gigante (*Dosidicus gigas*, Orbigny, 1835), en el Centro del Golfo de California durante los años 2002 y 2003. *Tesis de licenciatura*. Universidad Autónoma de Baja California Sur. México. 77.

Aurioles-Gamboa, D., M.Y. Rodríguez-Pérez, L. Sánchez-Velasco, M.F. Lavin. 2013. Habitat, trophic level, and residence of marine mammals in the Gulf of California assessed by stable isotope analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 488, 275–290.

Badan-Dangon, A., C.J. Koblinsky y T. Baumgarther. 1985. Spring and summer in the Gulf of California: observations of surface thermal patterns. *Oceanol. Acta.*, 8,13-22.

Bazzino, G., Salinas-Zavala, C., Markaida, U., 2007. Variability in the population structure of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in Santa Rosalía, central Gulf of California. *Ciencias Marinas* 33, 173–186.

Bazzino, G. 2008. Estructura poblacional, movimientos horizontales y migraciones verticales del calamar gigante *Dosidicus gigas* en el Golfo de California y en el Océano Pacífico frente a la península de Baja California. *Tesis doctoral*. Centro de investigaciones biológicas del Noroeste, S. C. México. 127.

Bazzino, G., W.F. Gilly, U. Markaida, C.A. Salinas-Zavala y J. Ramos-Castillejos. 2010. Horizontal movements, vertical-habitat utilization and diet of the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Pacific Ocean off Baja California Sur, Mexico. *Prog Oceanogr.*, 86, 59-71.

- Bearhop, S., C.E. Adams, S. Waldron, R.A. Fuller y H. Macleod. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *J. Anim. Ecol.*, 73(5), 1007–1012.
- Bettencourt, V. y A. Guerra. 2000. Growth increments and biomineralization process in cephalopod statoliths. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 248, 191- 205.
- Bray, N.A.1988. Thermohaline circulation in the Gulf of California. *J. Geophys. Res.*,93, 4993-5020.
- Cabrera-Chávez-Costa, A.A., F. Galván-Magaña y O. Escobar-Sánchez. 2010. Food habits of the silky shark *Carcharhinus falciformis* (Bibron, 1839) off the western coast of Baja California Sur, Mexico. *J. Appl. Ichthyol.* 26 (4): 499 - 503.
- Campana, S.E. y J.D. Neilson. 1985. Microstructure of Fish Otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42, 1014-1032.
- Casas-Valdez, M. 1983. Distribución en tiempo y espacio de las especies de sardina y macarela en Bahía Magdalena, B.C.S., México. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR), I.P.N., La Paz B.C.S., México. 176.
- Carlisle, A.B., S.L. Kim, B.X. Semmens, D.J. Madigan, S.J. Jorgensen, C.R. Perle, S.D. Anderson, T.K. Chapple, P.E. Kanive y B.A. Block. 2012. Using Stable Isotope Analysis to Understand the Migration and Trophic Ecology of Northeastern Pacific White Sharks (*Carcharodon carcharias*). *PLoS ONE* 7, e30492. doi:10.1371/journal.pone.0030492
- Cerón-Gómez, J.A. 2010. Discriminación de subpoblaciones de la sardina del Pacífico (*Sardinops sagax*) con base en la temperatura de crianza estimada a partir de

valores de  $\delta^{18}\text{O}$  de los núcleos de otolitos. *Tesis de maestría*. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. México. 70.

Cherel, Y. y K.A. Hobson. 2005. Stable isotopes, beaks and predators: a new tool to study the trophic ecology of cephalopods, including giant and colossal squids. *Proc. R. Soc. B* 272, 1601–1607.

Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca (CONAPESCA). 2009. Anuario estadístico de pesca. México.

Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca (CONAPESCA). 2010. Carta Nacional Pesquera. Publicado en el DOF el 2 de diciembre de 2010. México.

Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca (CONAPESCA). 2011. Producción de calamar. [Consulta en línea: enero de 2012]  
<[http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/19\\_de\\_agosto\\_de\\_2011\\_Mazatlan\\_Sinaloa](http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/19_de_agosto_de_2011_Mazatlan_Sinaloa)

Degens, E.T., W.G. Deuser y R.L. Haedrich. 1969. Molecular structure and composition of fish otoliths. *Marine Biol.* 2(2):105-113.

Ehrhardt, N.M. 1991. Potential impact of a sesional migratory jumbo squid (*Dosidicus gigas*) stock on a Gulf of California sardine (*Sardinops sagax caerulea*) population. *Bulletin of Marine Science*, 49(1-2): 325-332 pp.

Ehrhardt, N.M., P.S. Jacquemin, B.F. García, D.G. González, J.M. López, C.J. Ortiz y N.A Solís. 1983. On the fishery and biology of the giant squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California, Mexico. In J. F. Caddy (Ed.). Advances in assessment of world cephalopod resources. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 231: 306-339.

- Estupiñán-Montaño, C., L.G. Cedeño-Figueroa y F. Galván-Magaña. 2009. Hábitos alimenticios de la cornuda común *Sphyrna lewini* en el Pacífico ecuatoriano. *Rev. Biol. Mar. y Oceanogr.* 44(2): 379-386.
- Field, J.C., C. Elliger, K. Baltz, G.E. Gillespie, W.F. Gilly, R.I. Ruiz-Cooley, D. Pearse, J.S. Stewart, W. Matsubu, W.A. Walker. 2013. Foraging ecology and movement patterns of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the California Current System. *Deep-Sea Res Pt II* . 95: 37–51.
- Flores, L.A. y D.E. Garland. 2002. Descripción de los estatolitos y relaciones morfométricas y gravimétricas en el calamar patagónico (*Loligo gahi*) (Cephalopoda: Loliginidae). *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 37(1):15-24.
- France, R.L. 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 124: 307–312.
- Fraume, N.J., A. Palomino-Torres y M. Ramírez-Aza. 2006. Abecedario Ecológico: La más completa guía de términos ambientales. Editorial San Pablo. Colombia.
- Froese, R. y D. Pauly. Editors. 2011. FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), (10/2013)
- Fry B. 2006. Stable Isotope Ecology. 1ra ed. Estados Unidos. Ed. Springer.
- Galván-Magaña, F., C.J Polo-Silva, S.B. Hernández-Aguilar, A. Sandoval-Londoño, M.R. Ochoa-Díaz, N. Aguilar-Castro, D. Castañeda-Suárez, A. Cabrera Chavez-Costa, A. Baigorri-Santacruz, Y.E. Torres-Rojas, L.A. Abitia-Cárdenas. 2013. Shark predation on cephalopods in the Mexican and Ecuadorian Pacific Ocean. *Deep-Sea Res Pt II, The Role of Squids in Pelagic Ecosystems* 95, 52–62.

- Gilly, W.F., U. Markaida, C.H. Baxter, B.A. Block, A. Boustany, L. Zeidberg, K. Reinsenbichler, B. Robison, G. Bazzino y C. Salinas. 2006. Vertical and horizontal migrations by the jumbo squid *Dosidicus gigas* revealed by electronic tagging. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 324:1- 17.
- Gilly, W.F., J.M. Beman, S.Y. Litvin y B.H. Robison. 2013. Oceanographic and Biological Effects of Shoaling of the Oxygen Minimum Zone. *Annual Review of Marine Science.* 5, 393–420.
- Gómez-Gutiérrez, J., N. Tremblay, S. Martínez-Gómez, C.J. Robinson, J. Del Ángel-Rodríguez, C. Rodríguez-Jaramillo, C. Zavala-Hernández. 2010. Biology of the subtropical sac-spawning euphausiid *Nyctiphanes simplex* in the northwestern seas of Mexico: Vertical and horizontal distribution patterns and seasonal variability of brood size. *Deep-Sea Res Pt II.*, 57: 606–615.
- Guerra, A. y P. Sanchez. 1985. Crecimiento relativo del estatolito de *Sepia officinalis* (Cephalopoda, Sepioidea) de la ría de Vigo. *Inv. Pesq.*, 49, 545-557.
- Guerra, A., A.B. Rodríguez-Navarro, Á.F. González, C.S. Romanek, P. Álvarez-Lloret, G.J. Pierce. 2010. Life-history traits of the giant squid *Architeuthis dux* revealed from stable isotope signatures recorded in beaks. *ICES J. Mar. Sci.*, 67, 1425–1431.
- Graham, B.S., D. Grubbs, K. Holland y B.N. Popp. 2007. A rapid ontogenetic shift in the diet of juvenile yellowfin tuna from Hawaii. *Mar. Biol.*, 150, 647–658.
- Grossman, E.L. y T. Ku. 1986 Oxygen and Carbon isotope fractionation in biogenic aragonite: temperature effects. *Chemical Geology Isotope Geoscience Section.*, 69, 59-74.

- Høie, H., A. Folkvord, E. Otterlei. 2003. Effect of somatic and otolith growth rate on stable isotopic composition of early juvenile cod (*Gadus morhua*) otoliths. *J Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 289, 41–58
- Høie, H., C. Andersson, A. Folkvord, y Ø. Karlsen. 2004. Precision and accuracy of stable isotope signals in otoliths of pen-reared cod (*Gadus morhua*) when sampled with a high-resolution micromill. *Marine Biol.*, 144, 1039-1049.
- Hunt, S. y M. Nixon. 1981. A comparative study of protein composition in the chitin–protein complexes of the beak, pen, sucker disc, radula and oesophageal cuticle of cephalopods. *Comp. Biochem. Physiol.*, 68B, 535–546.
- Jackson, G.D., P. Bustamante, Y. Cherel, E.A. Fulton, E.P. M. Grist, C.H. Jackson, P.D. Nichols, H. Pethybridge, K. Phillips, R.D. Ward y J.C. Xavier. 2007. Applying new tools to cephalopod trophic dynamics and ecology: perspectives from the Southern Ocean Cephalopod Workshop. February 2-3, 2006. *Rev. Fish. Biol. Fisheries.*, 17,79-99.
- Jackson, A.L., R. Inger, A.C. Parnell, S. Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Anim. Ecol.*, 80(3), 595-602.
- Jaeger, A., P. Blanchard, P. Richard, Y. Cherel. 2009. Using carbon and nitrogen isotopic values of body feathers to infer inter- and intra-individual variations of seabird feeding ecology during moult. *Mar. Biol.*, 156,1233–1240.
- Jaume-Schinkel, S. 2004. Hábitos alimenticios del rorcual común *Balaenoptera physalus* en el Golfo de California mediante el uso de isótopos estables de nitrógeno y carbono. Tesis de maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas - Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Mexico. 64.

- Kalish, J.M. 1991.  $^{13}\text{C}$  and  $^{18}\text{O}$  isotopic disequilibria in fish otoliths-metabolic and kinetic effects. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 75, 191–203.
- Kim, S., J.R. O'Neil, C. Hillaire-Marcel y A. Mucci. 2007. Oxygen isotope fractionation between synthetic aragonite and water: Influence of temperature and  $\text{Mg}^{2+}$  concentration. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, 71: 4704-4715.
- Landman, N.H., J.K. Cochran, R. Cerrato, J. Mark, C.F.E. Roper y C.C. Lu. 2004. Habitat and age of the giant squid (*Architeuthis sanctipauli*) inferred from isotopic analyses. *Marine Biol.*, 144, 685-691.
- Lara-Lara, J.R., J. García-Pámanes y C. Bazán-Guzmán. 2007. Flujo vertical de materia orgánica particulada en la región central. En: Hernández de la Torre B y G Gaxiola-Castro (eds.). *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*. 1ra ed. México: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología y Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. 383-395.
- Lavín, M.F. y S.G. Marinone. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. En: Velasco-Fuentes et al. (eds.) *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers. 173-204.
- Levin, L.A. 2003. Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. En: Gibson RN y RJA Atkinson (eds.). *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*. Reino Unido: CRC Press. 41: 1-45.
- Locarini, R.A., A.V. Mishonov, J.I. Antonov, T.P. Boyer, H.E. Garcia, O.K. Baranova, M.M. Zweng, y D.R. Johnson. 2010. World Ocean Atlas 2009: Temperature. S. Levitus, Ed. NOAA Atlas NESDIS 68, U.S. Government Printing Office. Washington, D.C. 1,184.

- Lorrain, A., J. Argüelles, A. Alegre, A. Bertrand, J.M. Munaron, P. Richard, Y. Cherel, 2011. Sequential Isotopic Signature Along Gladius Highlights Contrasted Individual Foraging Strategies of Jumbo Squid (*Dosidicus gigas*). *PLoS ONE* 6: e22194.
- Madigan, D.J., A.B. Carlisle, H. Dewar, O.E. Snodgrass, S.Y. Litvin, F. Micheli y B.A. Block. 2012. Stable Isotope Analysis Challenges Wasp-Waist Food Web Assumptions in an Upwelling Pelagic Ecosystem. *Sci. Rep.* 2: 654.
- Markaida, U. 2001. Biología del Calamar Gigante *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae) en el Golfo de California, México. *Tesis doctoral*. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. México. 387.
- Markaida, U. y O. Sosa-Nishizaki. 2003. Food and feeding habits of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Gulf of California, México. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 83:507-522.
- Markaida, U., J.J. Rosenthal y W.F. Gilly. 2005. Tagging studies on the jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in the Gulf of California. *Fish. Bull.* 103: 219- 226.
- Markaida, U. 2006. Food and feeding of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the Gulf of California and adjacent waters after the 1997–98 El Niño event. *Fisheries Research*, 79, 16–27.
- Markaida, U, W.F. Gilly, C.A. Salinas-Zavala, R. Rosas-Luis, J. Ashley, T. Booth. 2008. Food and feeding of jumbo squid *Dosidicus gigas* in the central Gulf of California during 2005-2007. *CalCOFI rep.*, Vol. 49. 90-103.

- Martínez-Aguilar, S., E. Morales-Bojórquez, J.G. Díaz-Uribe, M.C. Suárez-Higuera y A. Hernández-Herrera. 2004. La Pesquería del Calamar Gigante (*Dosidicus gigas*) en el Golfo de California. Recomendaciones de Investigación y Tácticas de Regulación. Comisión Nacional de Acuacultura y Pesca, Instituto Nacional de la Pesca, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. México. 77.
- McCutchan, J. H. Jr, W. M. Lewis, C. Kendall, y C.C. McGrath. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102, 378–390.
- Ménard, F., A. Lorrain, M. Potier y F. Marsac. 2007. Isotopic evidence of distinct feeding ecologies and movement patterns in two migratory predators (yellowfin tuna and swordfish) of the western Indian Ocean. *Mar. Biol.*, 153, 141–152.
- Miller, T.W., K.L. Bosley, J. Shibata, R.D. Brodeur, K. Omori y R. Emmett, 2013. Contribution of prey to Humboldt squid *Dosidicus gigas* in the northern California Current, revealed by stable isotope analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 477, 123–134.
- Moore, J.W. y B.X. Semmens. 2008. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecol Lett.* 11: 470-480.
- Mulcahy, S.A, J.S. Killingley, C. F. Phleger, W. H. Berger. 1979. Isotopic composition of otoliths from a benthopelagic fish, *Coryphaenoides acrolepis*, Macrouridae: Gadiformes. *Oceanologica Acta*, 2(4), 423-427.
- Nigmatullin, Ch. M. En preparación. The history, main results and bibliography of the Soviet/Russian investigations on the biology and fishery of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda, Ommastrephidae).

- Nigmatullin, C.M., K.N. Nesis y A.I. Arkhipkin. 2001. A review of the biology of the jumbo squid *Dosidicus gigas* (Cephalopoda: Ommastrephidae). *Fish. Res.*, 54, 9–19.
- Niño-Torres, C.A., J.P. Gallo-Reynoso, F. Galván-Magaña, E. Escobar-Briones y S.A. Macko. 2006. Isotopic Analysis of  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{34}\text{S}$  “A feeding tale” in teeth of the longbeaked common dolphin, *Delphinus capensis*. *Mar. Mamm. Sci.* 22(4), 831-846.
- Newsome, S.D., C. Martínez del Río, S. Bearhop, y D.L. Phillips. 2007. A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.* 5,429-436.
- Ochoa-Díaz, R. 2009. Espectro trófico del tiburón martillo *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) en Baja California Sur: aplicación de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ . Tesis de maestría, CICIMAR-IPN, La Paz. 82.
- Park, R. y S. Epstein. 1961. Metabolic fractionation of  $^{13}\text{C}$  and  $^{12}\text{C}$  in plants. *Plant. Physiol.* 36:133-138.
- Parnell, A.C., R. Inger, S. Bearhop, A.L. Jackson. 2010. Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PLoS ONE* 5 e9672.
- Peterson, B.J. y B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:293-320.
- Polo-Silva, C., F. Galván-Magaña y A. Delgado-Huertas. 2012. Trophic inferences of blue shark (*Prionace glauca*) in the Mexican Pacific from stable isotope analysis in teeth. *Rapid. Commun. Mass. Spectrom.* 26: 1631–1638.
- Radtke, R.L. 1983. Chemical and structural characteristics of statoliths from the short finned squid *Illex illecebrosus*. *Mar. Biol.* 76, 47-54.

- Robles, J.M. y S.G. Marinone. 1987. Seasonal and interannual thermohaline variability in the Guaymas Basin of the Gulf of California. *Cont. Shelf*. 7, 715-733.
- Roden, G.I. y G.W. Groves. 1959. Recent oceanographic investigations in the Gulf of California. *J. Marine. Res.* 18:10-35.
- Roden, G.I. 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California. En: TjH Van Andel y GG Shor (eds.). Marine geology of the Gulf of California: a symposium. *Amer. Assoc Petrol. Geol. Mem.* 3: 30-58.
- Romanek, C., E.L. Grossman y J.W. Morse. 1992. Carbon isotopic fractionation in synthetic aragonite and calcite: Effects of temperature and precipitation rate. *Geochim. Cosmochim Acta.* 56:419-430.
- Rosa, R. y B.A. Seibel. 2008. Synergistic effects of climate-related variables suggest future physiological impairment in a top oceanic predator. *PNAS* 105, 20776–20780.
- Rosa, R. y B.A. Seibel. 2010. Metabolic physiology of the Humboldt squid, *Dosidicus gigas*: Implications for vertical migration in a pronounced oxygen minimum zone. *Prog. Oceanogr.* 86, 72-80.
- Rosas-Luis, R. 2007. Descripción de la alimentación del calamar gigante *Dosidicus gigas*, D'Orbigny, 1835 en la Costa Occidental de la península de Baja California. *Tesis de maestría*. México: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 84.
- Rosas-Luis, R., C.A. Salinas-Zavala, V. Koch, P. Del-Monte-Luna, M.V. Morales-Zárate. 2008. Importance of jumbo squid *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) in the pelagic ecosystem of the central Gulf of California. *Ecol Model.* 218, 149–161.

- Ruiz-Cooley, R.I., D. Gendron, S. Aguíñiga, S. Mesnick, J.D. Carriquiry. 2004. Trophic relationships between sperm whales and jumbo squid using stable isotopes of C and N. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 277, 275–283.
- Ruiz-Cooley, R.I., U. Markaida, D. Gendron y S. Aguíñiga. 2006. Stable isotopes in jumbo squid (*Dosidicus gigas*) beaks to estimate its trophic position: comparison between stomach contents and stable isotopes. *J. Mar. Biol. Ass. UK.*, 86, 437-455.
- Ruiz-Cooley, R. I., E.C. Villa y W. R. Gould. 2010. Ontogenic variation of  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  recorded in the gladius of the jumbo squid *Dosidicus gigas*: geographic differences. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 399,187-198.
- Robinson, C.J., J. Gómez-Gutiérrez y D.A.S. de León. 2013. Jumbo squid (*Dosidicus gigas*) landings in the Gulf of California related to remotely sensed SST and concentrations of chlorophyll a (1998–2012). *Fisheries Research* 137, 97–103.
- Scharf, F.S., F. Juanes y R.A. Rountree. 2000. Predator size–prey size relationships of marine fish predators, interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 208, 229–248.
- Sánchez-Vargas, L.I. 2011. Isótopos estables de Oxígeno y Carbono en Foraminíferos del margen continental de Magdalena, B.C.S., México. *Tesis de maestría*. México: CICIMAR-IPN. 73.
- Santamaría-del-Angel, E., S. Álvarez-Borrego, R. Millán-Nuñez y F.E. Müller-Karger. 1999. Sobre el efecto débil de las surgencias de verano en la biomasa fitoplanctónica del Golfo de California. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 49, 207-212.
- Semarnat. 2006. ACUERDO por el que se expide el Programa de Ordenamiento

Ecológico Marino del Golfo de California. Diario Oficial de la Federación, 15 de Diciembre del 2006. México. [Consulta en línea: Diciembre de 2013] [http://www.semarnat.gob.mx/temas/ordenamientoecologico/Documents/documentos\\_golfo/12\\_anexo1\\_descripcion\\_general\\_gc.pdf](http://www.semarnat.gob.mx/temas/ordenamientoecologico/Documents/documentos_golfo/12_anexo1_descripcion_general_gc.pdf)

Semmens, B.X. y J.W. Moore. 2008. MixSIR: A Bayesian stable isotope mixing model, Version 1.0. <http://www.ecologybox.org>. Fecha de descarga: 18 de diciembre de 2013.

Shephard, S., C. Trueman, R. Rickaby y E. Rogan. 2007. Juvenile life history of NE Atlantic orange roughy from otolith stable isotopes. *Deep Sea Res Pt I.*, 54(8), 1221-1230.

Sinclair, M., M.J. Tremblay y P. Bernal. 1985. El Niño events and variability in a Pacific mackerel (*Scomber japonicus*) survival index: support for Hjort's second hypothesis. *Can J Fish Aquat Sci.* 42, 602-608.

Sparre, P., E. Ursin y S.C. Venema. 1989. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1. Manual. *FAO Fisheries Technical Paper*. No. 306.1. Rome, FAO. 337.

Stewart, J.S., J.C. Field, U. Markaida y W.F. Gilly. 2013. Behavioral ecology of jumbo squid (*Dosidicus gigas*) in relation to oxygen minimum zones. *Deep-Sea Res Pt II.*, 95, 197–208.

Stramma, L., S. Schmidtko, L.A. Levin y G.C. Johnson. 2010. Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. *Deep Sea Res Pt I.*, 57, 587–595.

Thorrold, S.R., S.E. Campana, C.M. Jones y P.K. Swart. 1997. Factors determining  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  fractionation in aragonitic otoliths of marine fish. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, 61(14), 2909-2919.

- Torres-Rojas, Y.E., A. Hernández-Herrera, F. Galván-Magaña y V.G. Alatorre-Ramírez. 2010. Stomach content analysis of juvenile scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* captured off the coast of Mazatlán, Mexico. *Aquat ecol.* 44 (1): 301-308.
- Torres-Rojas, Y.E., F. Paez-Osuna, A. Hernández-Herrera, F. Galván-Magaña, S. Aguíñiga-García, H. Villalobos-Ortíz, L. Sampson. 2013. Feeding grounds of juvenile scalloped hammerhead sharks (*Sphyrna lewini*) in the south-eastern Gulf of California. *Hydrobiologia* 726: 81–94.
- Trasviña-Carrillo, L.D. 2012. Isótopos estables de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  del calamar gigante *Dosidicus gigas* (Orbigny, 1835) capturado en Santa Rosalía Baja California Sur, México. Tesis de licenciatura Universidad Autónoma de Baja California Sur. 65.
- Trueman, C.N., R.E.M. Rickaby y S. Shephard. 2013. Thermal, trophic and metabolic life histories of inaccessible fishes revealed from stable-isotope analyses: a case study using orange roughy *Hoplostethus atlanticus*. *J Fish Biol.*, 83: 1613–1636.
- Velázquez-Abunader, J.I. 2011. Variación de la distribución y biomasa del calamar gigante *Dosidicus gigas* (D'Orbigny, 1835) en la región central del Golfo de California. Tesis doctoral. México: CICIMAR-IPN. 81.
- Volk, E.C., S.L. Schroder y J.J. Grimm. 1999. Otolith thermal marking. *Fish. Res.* 43, 205–219.
- Wejnert, K.E., C.J. Pride y R.C. Thunell. 2010. The oxygen isotope composition of planktonic foraminifera from the Guaymas Basin, Gulf of California: Seasonal, annual and interspecies variability. *Mar. Micropaleontol.*, 74, 29-37.

Olson, R. J. y J. W. Young (Eds.). 2007. The role of squid in open ocean ecosystems. Report of a GLOBEC-CLIOTOP/PFRP workshop, 16-17 November 2006, Honolulu, Hawaii, USA. GLOBEC Report 24: vi, 94.

Yatsu, A, y C. Yamashiro. 1999. Report of the Kaiyo Maru cruise for study on the two ommastrephid squids, *Dosidicus gigas* and *Ommastrephes bartrami*, in the Pacific Ocean, during September 11 – December 24, 1997. Fisheries Agency of Japan, 1-161.

Young, R. E., M. Vecchione y K. M. Mangold. 2012. Cephalopoda Cuvier 1797. Octopods, squids, nautilus, etc. Version 10 November 2012. [Consulta en línea: 30 de abril de 2014] <<http://tolweb.org/Cephalopoda/19386/2012.11.10>> en The Tree of Life Web Project, <<http://tolweb.org/>>

- 1) NOAA/ National Weather Service, Climate Prediction Center. *Cold and warm episodes by season: Changes to the Oceanic Niño Index (ONI)*. [Consulta en línea: 28 de febrero de 2014] <[http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis\\_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml](http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml)>
- 2) NOAA Coast Watch Browser.[Consulta en línea: 4 de marzo de 2014] <<http://coastwatch.pfeg.noaa.gov/coastwatch/CWBrowser.jsp>>